DAS GROSSHIRN DER PAPAGEIEN

IN ANATOMISCHER UND PHYSIOLOGISCHER BEZIEHUNG.

VON

DR. OTTO KALISCHER

IN BERLIN.

AUS DEM ANHANG ZU DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN VOM JAHRE 1905.

MIT 6 TAFELN.

BERLIN 1905.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN COMMISSION BEI GEORG REIMER.

CENTRAL PATHOLOGICAL LABORATORY
Acc. no. 510

Gewm Prof. F. W. Mott
in vorzüglicher Hochachtung
v. Hff.

200931144 3
INST. PSYCH.

Digitized by the Internet Archive
in 2015

https://archive.org/details/b21295402

DAS GROSSHIRN DER PAPAGEIEN

IN ANATOMISCHER UND PHYSIOLOGISCHER BEZIEHUNG.

VON

DR. OTTO KALISCHER

IN BERLIN.

AUS DEM ANHANG ZU DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN VOM JAHRE 1905.

MIT 6 TAFELN.

BERLIN 1905.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN COMMISSION BEI GEORG REIMER.

Vorgelegt von Hrn. Waldeyer in der Sitzung der phys.-math. Classe am 6. April 1905.
Zum Druck verordnet am 4. Mai, ausgegeben am 24. Juli 1905.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den letzten fünf Jahren an etwa 60 Papageien vorgenommen, um über die Bedeutung des Großhirns bei diesen Vögeln in anatomischer und physiologischer Beziehung Aufschluß zu gewinnen. Über die ersten orientierenden Versuche habe ich bereits vor einigen Jahren berichtet;[1] es war mir damals gelungen, im Anschluß an die Exstirpation bestimmter Teile einer Hemisphäre Lähmungen auf der gegenseitigen Körperhälfte zu erzeugen, außerdem von bestimmten Punkten der Großhirnoberfläche aus durch faradische Reizung Bewegungen der Beine, der Füße, der Flügel usw. hervorzurufen. Bei den systematischen Untersuchungen, welche ich den Vorversuchen folgen ließ, kam es mir in erster Linie darauf an, einen genaueren Einblick in das Sprechen und das Sehen der Tiere zu erhalten und die Lokalisation dieser Funktionen zu ermitteln.

Aber auch die Bewegungs- und Empfindungsstörungen, welche ich beobachtet hatte, galt es genauer zu erforschen und auch hier, wenn möglich, die Abhängigkeit von bestimmten Gehirnstellen klarzulegen; besonders lag mir daran, über den Freßakt, dessen Störungen so häufig und immer am ehesten bei tieferen Schädigungen des Großhirns aufzutreten pflegen, näheres zu erfahren und die Teile des Großhirns zu bestimmen, deren Exstirpation eine Schädigung dieser wichtigsten Funktion bedingen.

Untersuchungen in lokalisatorischer Richtung sind bisher nicht in systematischer Weise bei den Vögeln vorgenommen worden. Die physio-

[1] O. Kalischer, Über Großhirnexstirpationen bei Papageien (Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Sitzung vom 5. Juli 1900), und Weitere Mitteilung zur Großhirnlokalisation bei den Vögeln (Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Sitzung vom 11. April 1901).

logischen Versuche hatten im wesentlichen darin bestanden, eine oder beide Hemisphären namentlich bei Tauben zu exstirpieren und die Ausfallserscheinungen vornehmlich in bezug auf das Sehen festzustellen. Allerdings hatte u. a. besonders Schrader[1] auch bei anderen Vogelarten Teilexstirpationen ausgeführt und gewisse Unterschiede je nach der Stelle des Eingriffs beobachtet; aber zu einem bestimmten Resultate war dieser Forscher sowenig gekommen, daß er zusammenfassend sich dahin äußerte, »daß eine funktionelle Ungleichartigkeit der einzelnen Abschnitte des Vogelgehirns nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden könnte«.

Die anatomische Untersuchung des normalen Papageigehirns, welche ich den physiologischen Versuchen vorausgehen ließ, hatte gezeigt, daß sich im Großhirn des Papageis verschiedene, deutlich voneinander abgrenzbare Abschnitte sowie distinkt verlaufende Faserzüge unterscheiden lassen. Die Funktion und Bedeutung dieser verschiedenen Gebilde suchte ich gleichfalls bei meinen Versuchen zu ermitteln.

Die anatomische Untersuchung wurde im Anatomischen Institut in Berlin, die physiologische Untersuchung im Physiologischen Laboratorium der Tierärztlichen Hochschule in Berlin ausgeführt, mit Hilfe von Mitteln, welche mir von der Königlich Preußischen Akademie der Wissenschaften sowie von der Medizinischen Fakultät aus der Gräfin Bose-Stiftung gütigst zur Verfügung gestellt waren.

[1] M. E. G. Schrader, Zur Physiologie des Vogelgehirns (Pflügers Archiv, Bd. 44), und Über die Stellung des Großhirns im Reflexmechanismus des zentralen Nervensystems der Wirbeltiere (Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 39).

I. Anatomischer Teil.

1. Einleitung.

Während der Anatomie des Großhirns der Papageien, wenn man von vereinzelten Bemerkungen und Abbildungen der Oberfläche und einiger Durchschnitte durch das Gehirn absieht, keine eingehendere Berücksichtigung seitens der Anatomen bisher zuteil geworden war, hat Edinger[1] in seiner im Jahre 1903 erschienenen Arbeit »Über das Vorderhirn der Vögel« auch das Gehirn der Papageien zum Vergleiche herangezogen. Das Bedeutungsvolle dieser Arbeit Edingers, in welcher derselbe auch eine ausführliche Übersicht über die Literatur des Großhirns der Vögel gibt, besteht besonders darin, daß er auf den trotz allerlei Verschiedenheiten im Grunde übereinstimmenden Bau des Großhirns bei mannigfachen Vogelarten hingewiesen, die Anklänge an das Reptiliengehirn betont und auf Grund dessen eine Grundlage für die Einteilung des Vogelgroßhirns in verschiedene Teile gegeben hat. Die Übereinstimmung war nicht immer leicht festzustellen, da bei den verschiedenen Vogelarten die Lage der einzelnen Teile des Großhirns nicht dieselbe ist, und auch die Größe der einzelnen Teile variiert, so daß mancher Teil bei der einen Vogelart einen großen Umfang einnimmt, während derselbe bei einer anderen Vogelart nur mit Mühe aufzufinden ist. Leider basiert die genauere Durchforschung des Vogelgehirns im wesentlichen auf Untersuchungen der Taube, wie auch fast alle Degenerationsversuche von Wallenberg, dem Mitarbeiter Edingers, an der Taube ausgeführt sind. Aus mannigfachen Gründen eignen sich jedoch die Tauben sehr wenig für diese Untersuchungen. Oberflächliche Verletzungen des Gehirns, zum Zwecke der Degenerationsmethode vorgenommen, führen durch Zirkulationsstörungen leicht zur Schädigung tieferer Teile. Ferner findet man die einzelnen Faserzüge sowie die verschiedenen Abschnitte des Gehirns bei den Tauben weit weniger deutlich voneinander geschieden wie bei anderen Vögeln, insbesondere wie bei den Papageien, bei denen deswegen die anatomische Untersuchung des Gehirns auch auf geringere Schwierigkeiten stößt. Bei der Zusammenfassung seiner Ergebnisse kommt Edinger zu demselben Resultate, zu welchem mich schon meine im Jahre 1901 veröffentlichten physiologischen Versuche geführt haben, insofern ich damals auf den bedeutenden Unterschied hinwies, der zwischen dem Großhirn der Tauben bzw. Hühner und der Papageien besteht. »Die Tauben«, führte ich aus, »entsprechen den niederen, die Papageien den höheren Säugern.« In ähnlicher Weise sagt Edinger: »Die Grundlinien (des Großhirns) sind zwar überall die gleichen; aber es kommen solche Differenzen in der Ausbildung vor, daß man wohl sagen kann, sie seien nicht geringer als bei den Säugern. Das Gehirn der Taube ist von dem der Gans

[1] L. Edinger, Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, Bd. XX, Heft 4.

mindestens so unterschieden wie dasjenige des Kaninchens von dem Gehirn des Hundes; ja von dem Papageigehirn steht das Gehirn der Taube reichlich so weit ab wie etwa das Hundegehirn vom Affengehirn.«

Die vorliegende Beschreibung des Großhirns des Papageis nebst den beigefügten Abbildungen soll vornehmlich dazu dienen, das Verständnis für die von mir ausgeführten Exstirpationen zu ermöglichen und damit die anatomische Grundlage für die Versuche zu bilden. Auf manche anatomische Einzelheit bin ich deswegen nicht näher eingegangen; auch habe ich nur die wichtigsten Punkte hervorgehoben, in welchen meine Ergebnisse mit denen von Edinger nicht übereinstimmen. Zum Studium des normalen Papageigehirns wurden Serienschnitte durch dasselbe in horizontaler, sagittaler und frontaler Richtung angelegt. Die Färbung der Schnitte wurde mittels der Weigertschen Hämatoxylinmethode und der Nißlschen Zellfärbemethode vorgenommen. Die von verschiedenen Papageiarten[1] herrührenden Serienschnitte zeigen, wenn man von der Größe absieht, im wesentlichen übereinstimmende Bilder. Die hauptsächlichsten und charakteristischten dieser Schnitte, welche ich auch bei den Exstirpationen als Wegweiser benutzte, habe ich auf den Tafeln zur Abbildung gebracht; sie sollen dazu dienen eine Wiederholung der Operationen zu erleichtern. Die anatomische Untersuchung des normalen Papageigehirns, welche den physiologischen Versuchen vorausging, wurde später in mancher Richtung vervollständigt durch die nach den Exstirpationen mittels der Marchischen Degenerationsmethode gewonnene Kenntnis der Faserzüge und ihres Verlaufes. Ein Teil der Gehirnschnitte wurde, um eventuelle Zelldegenerationen und Zellschwund in den Ganglien des Thalamus und Mittelhirns zur Darstellung zu bringen, nach Nißl gefärbt; schließlich kam auch die Weigertsche Markscheidenmethode dort zur Anwendung, wo sehr lange Zeit nach der Operation vergangen war. Wenn auch öfter Zweifel bei ihrem Gebrauch entstanden, so gab doch das Ergebnis der Marchischen Methode den Hauptanhaltspunkt bei der Entscheidung der Frage nach der zentrifugalen oder zentripetalen Natur der Nervenbahnen. Erfolgte die Degeneration sehr schnell — etwa $1\frac{1}{2}$ Wochen bis 3 Wochen nach der Exstirpation —, so war der zentrifugale Charakter der Faserzüge mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen; bei sehr spät einsetzender Degeneration dagegen (2—3 Monate nach der Exstirpation) durfte man auf den zentripetalen Charakter der betreffenden Faserzüge schließen. Nur in der Zwischenzeit mußte man zweifelhaft sein; und hier konnten Übung und Erfahrung, die für die Deutung und Handhabung dieser Methode nicht zu entbehren sind, oftmals entscheiden; die physiologischen Resultate dienten dabei als Stütze für die anatomischen Feststellungen.

Manche Umstände erschwerten leider die Verwertung der bei der Benutzung dieser Methode erhaltenen Ergebnisse. Da die Tiere meist doppelseitig von mir operiert wurden, so fehlte erstens, was gerade bei der Marchischen Methode von größter Wichtigkeit ist, die Möglichkeit eines Vergleiches mit der normalen Seite. Zweitens wurden die Tiere meist länger am Leben erhalten, als für die Ausführung der Methode vorteilhaft ist, da die klinische Untersuchung häufig eine längere Beobachtungsdauer erforderte. Dadurch wurde auch die Feststellung der letzten Endigungen der degenerierten zentrifugalen Bahnen erschwert, da in den feinsten Endfasern die Schwärzung der Schollen und Punkte, durch welche die Degeneration bei dieser Methode hervortritt, allmählich durch Resorption schwindet. In den stärkeren Faserzügen dagegen bleiben, auch wenn die größeren Schollen verloren

[1] Besonders folgende Spezies wurden bei der Untersuchung verwendet: *Androglossa, Plissolophus, Sittace.*

gehen, noch feine schwarze Punkte und Vakuolen zurück, welche den Verlauf dieser Züge erkennen lassen.

In dieser Arbeit, in welcher es mir zunächst nur auf die anatomische Darstellung des Großhirns ankam, habe ich davon abgesehen, den Verlauf der Großhirnbahnen durch Thalamus, Mittelhirn usw. genauer zu schildern und durch Abbildungen zu illustrieren. Um so mehr, als die letzte Endigung vieler Züge noch nicht mit genügender Sicherheit feststeht. Die Erkenntnis derselben ist auch dadurch erschwert, daß die Züge meist nicht einheitlich endigen, sondern in den zahlreich vorhandenen Ganglien sich aufsplittern; die Schwierigkeit wird ferner dadurch erhöht, daß eine Identifizierung vieler Ganglien im Thalamus und Mittelhirn mit den entsprechenden Ganglien der Säuger ebensowenig bisher gelungen ist wie die Identifizierung der verschiedenen Großhirnteile; ich habe es daher auch vermieden, die meisten Züge, deren allgemeinen Verlauf ich charakterisiert habe, mit bestimmten Namen zu belegen.

2. Die äußeren Formverhältnisse des Großhirns.

Zur Kenntnis der äußeren Formverhältnisse dienen besonders die Abbildungen auf Taf. I Fig. 1—6. Die Lage des Gehirnes in der Schädelhöhle ist in der Abbildung Taf. I Fig. 6 dargestellt; wir sehen in der rechten Schädelhälfte das Großhirn von oben freigelegt und in der linken zum Vergleiche die uneröffnete Schädelkapsel, die an ihrer Oberfläche nicht ganz glatt ist, sondern mehrere Eindrücke aufweist, welche von dem daruntergelegenen Gehirn herrühren.

Die Abbildung Taf. I Fig. 1 zeigt das Gehirn von oben. Die Lobi optici sind bei den Papageien vollständig von den Großhirnhemisphären überdeckt, während sie bei vielen anderen Vogelarten frei zutage treten. Wir können an dem Großhirn des Papageis nach rein äußerlichen Gesichtspunkten, wie ich es schon früher angegeben habe,[1] einen Stirnteil, einen Schläfenteil, einen Scheitelteil und einen Hinterhauptsteil unterscheiden; die weitere Untersuchung wird ergeben, wie diese Teile zusammengesetzt sind.

In unserer Dorsalansicht des Großhirns wird der Scheitelteil durch den Wulst (*w*) dargestellt, der als markante Partie hier hervorragt; er beginnt vorn schmal und wird nach hinten zu breiter, um sich dann wieder etwas zu verschmälern. Lateralwärts ist derselbe durch eine Furche abgegrenzt, in welcher eine große Vene (*v*) verläuft. Die Furche bildet die Grenze gegen das Hyperstriatum, welches, wie wir noch sehen werden, hier an die Oberfläche tritt. Die Vene (Vena cerebralis ant., wie wir sie nach unseren Untersuchungen des Venensystems des Gehirnes bezeichnen müssen), welche für die Orientierung bei den Operationen von erheblicher Bedeutung ist, kommt vom Stirnteile (*st*) her und gibt auf dem Wege nach hinten Seitenäste ab, die sich am Wulst und an den lateralen Partien des Gehirnes verzweigen.

Der Wulst, welcher das Ausbreitungsgebiet der Septumfaserung bildet, reicht bei manchen Vogelarten viel weiter nach vorn und erstreckt sich dann bis tief in den Stirnteil des Gehirns hinein; die Bezeichnung »Scheitelteil« erscheint alsdann nicht passend. Wie die physiologischen Erfahrungen im Verein mit den anatomischen Befunden wahrscheinlich machen,

---

[1] O. Kalischer, Weitere Mitteilung zur Großhirnlokalisation beim Papagei. Fortschritte der Medizin, Bd. XVIII, 1900, Nr. 33.

ist der Scheitelteil der Papageien, sofern ein Vergleich zulässig ist, dem Scheitellappen + Zentralwindungen der Säuger gleichzusetzen.

Medialwärts geht der Wulst in seiner ganzen sagittalen Ausdehnung in das Septum über. Die medialste Partie des Wulstes ist in der ganzen Längsausdehnung durch den Ventrikel (s. unten) von dem darunter befindlichen Gehirn (Striatum) getrennt. Die mehr lateralen Partien des Wulstes sind dagegen mit dem darunter befindlichen Striatum fest verwachsen; doch ist die Vereinigungsstelle in den Frontalschnitten deutlich zu sehen. An der Stelle des Überganges von dem Wulste zum Septum findet sich eine sagittal verlaufende, schwach ausgeprägte Furche, die vorn an der Spitze des Wulstes beginnt. Nach hinten läßt sich diese Furche um den Hinterhauptsteil herum in horizontaler Richtung (s. Taf. I Fig. 5) verfolgen und grenzt hier den oberen massiven Teil des Großhirns von dem unteren Teile ab, welcher (letzterer) durch ein freies Pallium (Ventrikeldecke) und den darunter befindlichen Ventrikel ausgezeichnet ist. Die Furche endet im Schläfenteile des Gehirns (s. Abbildung Taf. I Fig. 3 und 4). In dieser charakteristischen Furche sieht man oft eine Vene um das Gehirn herumziehen.

Am ganz frischen Gehirn erscheinen die von der freien Ventrikeldecke bedeckten Teile etwas dunkler als die Umgebung. Viel deutlicher treten eben diese Teile hervor, wenn bei der Operation eine Blutung in den Ventrikel stattgefunden hat oder auch, was nicht selten zu beobachten ist, wenn durch stärkere Füllung mit seröser Flüssigkeit der Ventrikel blasenartig vorspringt.

Ganz vorn an den Stirnteilen des Großhirns sieht man die Lobi olfactorii (*o*) aus dem Gehirne hervorgehen. Die Stirnteile selbst (*st*) sind zum Teil hinten durch den vordersten Teil des Wulstes begrenzt; die Abgrenzung wird vervollständigt durch die nur schwach angedeutete Sylvische Furche (*f*), in der eine kleine Vene sichtbar ist.

Der Schläfenteil des Großhirns tritt in dieser Abbildung nicht hervor, wohl dagegen der Hinterhauptsteil (*h*). Schließlich wäre noch auf das Kleinhirn (*k*), das im wesentlichen aus dem Wurme besteht, hinzuweisen.

Wenden wir uns jetzt zur Unterfläche des Gehirns, zur »Gehirnbasis« (Taf. I Fig. 2); vgl. auch die Textfigur S. 56. Im vorderen Abschnitte der Gehirnbasis (*m*), welcher von dem hinteren Abschnitte durch die tiefe Sylvische Furche geschieden ist, sehen wir die Unterfläche der Stirnteile mit den Lobi olfactorii; hinter dem Stirnteile, durch eine zarte Furche von demselben getrennt, einen wichtigen Hirnteil: das Mesostriatum. In der genannten Textfigur ist das Mesostriatum in seiner ganzen Ausdehnung durch gestrichelte Linien dargestellt. Hinten ist dasselbe durch den Schläfenteil (*s*) und das Chiasma (*ch*) begrenzt; lateralwärts erstreckt es sich nicht über die ganze Unterfläche, sondern grenzt hier an die hintere untere Partie des Stirnteiles. In Edingers Abbildung der Hirnbasis eines Papageis sind diese Verhältnisse, worauf ich unten zurückkomme (S. 18), nicht richtig dargestellt. Beschreibung und Abbildung Edingers entsprechen sich nicht, was seinen »Lobus parolfactorius« betrifft.

Auch von dem Vorhandensein der Fovea und Fissura limbica Edingers habe ich mich beim Papagei nicht überzeugen können. Wohl kann man die von markhaltigen Nervenfasern bedeckte Unterfläche des Gehirnes von der äußeren Umrandung des Stirnteiles, die etwas nach unten überhängt, deutlich unterscheiden; es wird dadurch eine Art Grube (Basalgrube) gebildet. Doch bieten sich hier mikroskopisch zur Annahme einer Furche keine Anhaltspunkte. Sicherlich handelt es sich hier nicht um die Abgrenzung einer Großhirnrinde, worauf Edinger Wert legt. Die Form und die Entstehung der Basalgrube rührt wohl von der Ausbildung der darunter gelegenen Augenhöhle her.

Schließlich wäre in der Abbildung der Großhirnbasis noch auf die Lobi optici (*lo*), das Chiasma (*ch*), auf die im hinteren Winkel des Chiasma gelegene Hypophysis und auf die Medulla oblongata hinzuweisen.

Die Abbildungen (Taf. I Figg. 3 und 4) zeigen Seitenansichten des Gehirnes, und zwar die Abbildung (Fig. 3) das Gehirn mehr von unten, die Abbildung (Fig. 4) das Gehirn mehr von oben. In beiden Abbildungen tritt besonders der Schläfenteil (*s*) klar hervor, der bei den Papageien eine so erhebliche Entwickelung erkennen läßt. Von dem Mesostriatum (*m*) und dem Stirnteile (*st*) ist derselbe durch die Sylvische Furche geschieden.

Endlich sehen wir in der Abbildung (Taf. I Fig. 5) das Gehirn von hinten dargestellt. Auf die Furche, welche hier in horizontaler Richtung um das Großhirn herumläuft und den oberen massiven Teil derselben von dem unteren, der ein freies Pallium besitzt, trennt, ist schon oben hingewiesen. Das freie Pallium ist fast überall sehr dünn; nur zu beiden Seiten des Kleinhirns zeigt es eine etwas erheblichere Stärke. Die Grenze zwischen dem dickeren und dünneren Teil ist in der Abbildung gleichfalls zu erkennen.

3. Der innere Bau des Großhirns.

A. Kurzer Überblick.

Ehe wir jetzt an der Hand der Abbildungen die Frontal-, Horizontal- und Sagittalschnitte durch das Gehirn im einzelnen besprechen, sei hier ein kurzer orientierender Überblick über die wichtigsten Abschnitte, die im Großhirn sich unterscheiden lassen, gegeben: Zunächst wäre darauf hinzuweisen, daß beinahe das ganze Großhirn aus dem Striatum besteht, während das Pallium fast überall eine äußerst geringe Entwickelung darbietet. Ausschließlich im Wulste ist die Entwickelung des Palliums etwas erheblicher; sonst bildet dasselbe eine ganz dünne Decke, welche entweder durch den Ventrikel von dem darunterliegenden Striatum getrennt ist oder dort, wo der Ventrikel fehlt, mit dem Striatum fest verwachsen ist und daselbst wohl nur als membranartiger Überzug in Betracht kommt. In dem Teile des Palliums, welcher durch das Septum dargestellt wird, verlaufen Nervenfasern, die vom Wulste entspringen.

In dem Striatum selbst treffen wir eine Reihe wohlcharakterisierter Abteilungen, die sich durch ihre Lagebeziehungen, durch die Anordnung der Ganglienzellen sowie durch die daselbst verlaufenden Faserzüge unterscheiden. In der Benennung der einzelnen Abteilungen folge ich, soweit wie möglich, den von Edinger gegebenen Bezeichnungen.

Zu innerst, als eigentliche Fortsetzung des Thalamus, ist das Mesostriatum zu nennen, dessen Lage und Form wir fast in allen Abbildungen verfolgen können. Schon bei der Schilderung der äußeren Formverhältnisse des Großhirns haben wir hervorgehoben, daß der vordere Abschnitt des Mesostriatums, den wir im Gegensatz zu dem hinteren Abschnitt (Körper) als Kopf bezeichnen können, an der Basis des Großhirns in großer Ausdehnung an die Oberfläche tritt.

Oberhalb des Mesostriatums, durch eine Schicht einfachen Striatums getrennt, liegt das Hyperstriatum, ein großes, sich über die ganze Länge des Großhirns erstreckendes Ganglion; vgl. den Sagittalschnitt Taf. IV Fig. 2, wo das großzellige Ganglion mit den nach Nißl gefärbten Zellen besonders klar hervortritt. Edinger bezeichnet die ganze, oberhalb des Mesostriatums gelegene Partie ohne nähere Abgrenzung als Hyperstriatum. Doch lehren die

Nißlpräparate ohne weiteres, daß wenigstens bei Papageien eine Sonderung in dem obigen Sinne vorgenommen werden muß.

Oberhalb des Hyperstriatums, und zwar zwischen diesem Ganglion und dem Wulste, findet sich eine schmale Lage großer Ganglienzellen, die deutlich gegen das Hyperstriatum abzugrenzen ist. Ich habe dieselbe als »Unterwulstregion« bezeichnet, da sie nähere Beziehungen zu dem Wulste zu besitzen scheint (vgl. die Abbildungen Taf. II. Fig. 2 und Taf. IV Fig. 2).

Als weiteres wichtiges Ganglion, das auf den meisten Abbildungen in deutlicher Abgrenzung hervortritt, ist das Epistriatum zu vermerken. Nach Edinger umfaßt das Ganglion noch andere Teile als den in meinen Abbildungen sich scharf markierenden Kern, den ich allein als Epistriatum bezeichne (vgl. besonders die Abbildungen Taf. II Fig. 2 und Taf. V Fig. 2. Das Ganglion liegt teils lateralwärts, teils nach hinten vom Mesostriatum, von demselben nur durch Faserzüge getrennt. Eine schmale Zunge des Epistriatums erstreckt sich auch, dicht am Mesostriatum entlang, nach vorn.

Ein kleineres Ganglion sitzt ferner dem hinteren Teile des Mesostriatums an seiner dorsalen Fläche dicht auf und breitet sich von hier aus in ganz schmaler Fläche über das Mesostriatum nach vorn hin aus; es wird von Edinger als Ektostriatum bezeichnet vgl. die Abbildung des Nißlpräparates Taf. II Fig. 2. Auch nach hinten sendet das Ganglion einen Fortsatz aus (s. Taf. IV Fig. 1).

Diejenigen Teile des Striatums, welche nichts besonders Charakteristisches zeigen, bezeichnen wir einfach als »Striatum«, und können dabei je nach der Lage von einem Striatum frontale, parietale, occipitale und temporale sprechen. Diese Teile werden von größeren Faserzügen nur durchzogen und dienen im allgemeinen nicht zum Ausgangspunkte derselben, ebenso wie ihnen auch wohl nicht die besonderen Funktionen zukommen wie den oben näher charakterisierten Hirnabschnitten.

Das Striatum frontale bildet die Fortsetzung des Striatum parietale nach vorn zu (s. besonders die Sagittalschnitte).

Das Striatum parietale, von Edinger mit zum Hyperstriatum gerechnet, dem es aber wegen seines abweichenden Baues nicht angehören kann, liegt zwischen dem Hyperstriatum und dem Mesostriatum und wird ebenso wie das Striatum frontale von den Zügen der Schrägfaserung durchzogen.

Das Striatum occipitale, nach hinten vom Epistriatum und Mesostriatum gelegen, nimmt den größten Teil der hinteren Halbkugel ein. Dasselbe ist relativ arm an größeren Ganglienzellen; nach dem Schläfenteile hin finden sich dieselben jedoch in reichlicherer Menge; man kann den Übergang zum Schläfenteil als Striatum occipito-temporale bezeichnen.

Das Striatum temporale, als Fortsetzung des Striatum occipito-temporale, besitzt gleichfalls große Ganglienzellen, welche denen des Epistriatum ähnlich sind. Dieses Striatum liegt direkt lateralwärts vom Epistriatum.

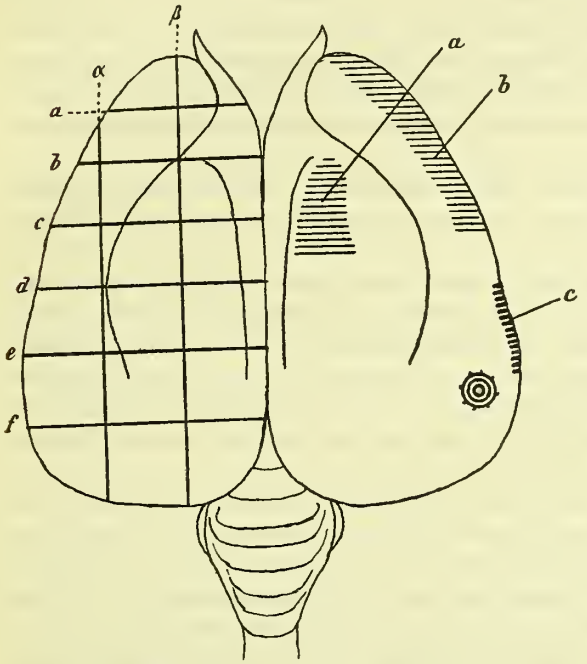
Beide Striata, das Striatum temporale und das Striatum occipito-temporale, sind von Markstrahlen durchzogen, die aus dem Epistriatum hervorgehen; beide Striata sind durch den Ventrikel von dem freien Pallium, das hier außerordentlich dünn ist und keine Nervenfasern aufweist, geschieden.

B. Beschreibung der Abbildungen.

Betrachten wir zunächst die auf den Tafeln II und III befindlichen Abbildungen von zehn Frontalschnitten durch das normale Großhirn eines Papageis. Ein Teil derselben ist nach Weigert, ein Teil nach Nißl gefärbt, um einen Vergleich der Lage der Faserzüge

und der Zellgruppen zu ermöglichen. Zur Orientierung über die topographische Lage dieser Schnitte dient die hier folgende Textfigur, welche das Großhirn von oben zeigt und eine Reihe von Frontalschnitten eingezeichnet enthält.

Fig. 1.



Gehirn von oben
(entsprechend der Abbildung Taf. I Fig. 1).

Linke Seite.

Zur Orientierung für die Anlegung der Frontal- (*a*—*f*) und Sagittalschnitte (*α*, *β*).

Rechte Seite.

a Reizzone des Wulstes,
b Reizzone des Stirnteiles,
c Reizzone des Schläfenteiles,
◎ Augenbewegungen vom Hinterhauptsteile.

Der Frontalschnitt (Taf. II Fig. 3) — Weigertpräparat — ist durch den Stirnteil des Großhirns etwa bei *a* (s. obige Textfigur) gelegt. Eine Ergänzung zu diesem Schnitte bildet ein nach Nißl gefärbter, ungefähr durch die analoge Stelle des Gehirns gelegter Frontalschnitt (Taf. II Fig. 4).

In beiden Abbildungen finden wir bei *a* die Pars frontalis des Hyperstriatums, in welches von unten (*c*) her die Markfasern (*b*) in großer Zahl einstrahlen. Der Gehirnteil, den sie durchqueren müssen, ist das Striatum frontale. In dem Nißlpräparate fällt uns außerdem das vorderste Ende des Ventrikels (*d*) auf.

Der folgende Frontalschnitt (Taf. III Fig. 1) — Weigertpräparat — ist durch das Gehirn etwa zwischen *b* und *c* (s. obige Textfigur) gelegt. Wir befinden uns hier schon im Parietalteile des Gehirns. Der mittlere Teil dieser Abbildung (*a*) entspricht in seinem Charakter dem obigen Frontalschnitte; wir sehen hier nämlich erstens die Fortsetzung des Hyperstriatums (*a*), darunter zweitens, durch eine feine Linie von demselben getrennt, als Fortsetzung des Striatum frontale, das Striatum parietale. Es sind nun zwei neue Teile in diesem Schnitte hinzugekommen:

1. Oberhalb des Hyperstriatums (*a*) der Wulst (*b*), von welchem (bei *c*) Faserzüge ausgehen, die im Septum abwärts verlaufen. Zwischen dem Hyperstriatum und dem Wulste befindet sich ein Netzwerk von Fasern, das der Unterwulstregion angehört.

2. Unterhalb des Striatum parietale tritt als neuer Gehirnteil das große an der Basis des Gehirns gelegene Mesostriatum (*d*) auf. Dasselbe ist nach oben und seitwärts (*g*) von

Faserzügen begrenzt. Die Lamina horizontalis bildet die Grenze gegen das Striatum parietale. Innerhalb des Mesostriatums sehen wir, schräg getroffen, einen Faserzug (*f*), welcher, wie wir später erfahren werden, den Stirnteil des Großhirns mit der Medulla oblongata verbindet.

Bei *e* wäre noch des Ventrikels zu gedenken.

Eine Ergänzung dieses Weigertpräparats bilden die beiden Nißlpräparate (Taf. II Figg. 5 und 6), die ungefähr der gleichen Stelle des Gehirns entsprechen. In dem einen derselben (Fig. 5), der etwas mehr nach vorn von dem Weigertpräparat durch das Gehirn gelegt ist, sehen wir das vordere Ende des Mesostriatums (*a*). Letzteres ist nach innen durch den Faserzug (*h*), nach oben durch den Faserzug (*c*) von den Nachbarteilen (Striatum frontale bzw. parietale) abgegrenzt.

In dem anderen Nißlpräparate (Fig. 6) verhält sich dagegen das Mesostriatum ebenso wie in dem Weigertpräparate; hier reicht das Mesostriatum nach innen bis an die Medianlinie.

In beiden Nißlpräparaten sehen wir das durch seine großen Ganglienzellen ausgezeichnete Hyperstriatum (*e*); unter ihm das von Faserzügen durchzogene Striatum parietale (*d*); über ihm den Wulst *f*, und zwischen dem Hyperstriatum und dem Wulst außerdem noch eine schmale Schicht größerer Ganglienzellen, die wir in dem Weigertpräparate, wo statt der Zellen ein Netzwerk von Fasern sichtbar ist, als Unterwulstregion bezeichneten.

Endlich wäre noch der Ventrikel bei *g* zu nennen, welcher bis zu dem Wulst (*f*) sich erstreckt.

Die folgende Abbildung (Taf. III Fig. 2) — Weigertpräparat — entspricht einem zwischen *c* und *d* (s. Textfigur S. 11) durch das Gehirn gelegten Frontalschnitt. Das Bild ist ähnlich dem eben beschriebenen Weigertpräparate und unterscheidet sich von demselben nur dadurch, daß hier der Schläfenteil des Großhirns (*i*) hinzugekommen ist. In dem Schläfenteile sieht man nach der Oberfläche des Gehirns zu verlaufende feine Fasern, welche aus dem Epistriatum hervorgehen, einem Großhirnganglion, das wir in den nächsten Frontalschnitten noch deutlicher erkennen können.

Bei *a* haben wir das Hyperstriatum; unterhalb desselben, durch eine feine Linie getrennt, das Striatum parietale, das bis an das Mesostriatum (*d*) heranreicht; bei *c* den Wulst, von dem die Septumfaserung ausgeht; unterhalb des Wulstes die durch ein feines Netzwerk sich auszeichnende Unterwulstregion, welche unmittelbar an das Hyperstriatum grenzt; bei *e* den Ventrikel; bei *f* den gleichen Faserzug wie im vorigen Schnitte.

Es folgt als nächster Frontalschnitt, entsprechend dem Niveau bei *d* (s. Textfigur S. 11) die Abbildung Taf. III Fig. 3.

In diesem Weigertpräparat treffen wir viele Abschnitte wieder, die wir schon in den vorigen Abbildungen kennen gelernt haben; manches Neue ist aber hinzugekommen.

Der Schläfenteil ist erheblich größer geworden; wir sehen denselben überdeckt von dem Ventrikel (*m*), über demselben die dünne Ventrikeldecke (*n*); die obere Grenze des Ventrikels ist durch ein † bezeichnet. Wir sehen, daß die aus dem Epistriatum (*k*) hervorgehenden Markstrahlen (*i*) unterhalb des Ventrikels (*m*) endigen. Das in dem vorigen Bilde schon angedeutete Epistriatum tritt hier viel deutlicher hervor, und man kann seine Lagebeziehung zum Mesostriatum (*d*) und den dasselbe umgebenden Faserzügen (*o*) erkennen.

Bei *a* bemerken wir das Hyperstriatum, darunter bei *s* das Striatum parietale. Oberhalb des Hyperstriatums bei *h* die Unterwulstregion und bei *b* den Wulst selbst, aus welchem bei *c* und *c'* die Septumfaserung (*r*) hervorgeht.

Von Nervenzügen fallen besonders auf:

1. Die »Schrägfaserung« (*t*), deren Züge (*w*) zum Teil das Mesostriatum durchqueren, um alsdann durch das Striatum parietale hindurch das Hyperstriatum (*a*) und die Unterwulstregion (*h*) zu erreichen. Andere Nervenfasern endigen im Mesostriatum selbst; einen Teil der Züge (*u*) sieht man daselbst auch quergetroffen.

2. Die Septumfaserung (*r'*); das hier sichtbare starke Bündel bildet die Vereinigung eines großen Teils der Fasern, die vom Wulste herabziehen; das Bündel sieht man unten in der Abbildung in zwei Spitzen auslaufen, die zwei verschiedenen, von hier aus einen anderen Weg einschlagenden Faserzügen entsprechen.

Der nächstfolgende Frontalschnitt — Taf. II Fig. 1 — (Weigertpräparat) ist durch das Gehirn im Niveau zwischen *d* und *e* (s. Textfigur S. 11) gelegt.

Ebenso wie in dem letzten Frontalschnitte sehen wir hier die Wulstregion (*c*), darunter die Unterwulstregion mit dem Netzwerke von Fasern; unter dieser das hier schon etwas verschmälerte Hyperstriatum (*a*) und, durch eine feine Linie (*o*) getrennt, das Striatum parietale; ferner das Mesostriatum, und zwar den Körper desselben, der gegenüber dem vorigen Schnitte erheblich an Größe abgenommen hat. Weiter ist das Epistriatum (*k*) mit den aus demselben ausstrahlenden Markfasern (*i*) zu erwähnen. Das Epistriatum tritt hier noch deutlicher wie im vorigen Schnitte hervor. Die Markstrahlen sieht man im Striatum temporale und nicht in der »Rinde« endigen. Daß dieser Endpunkt der Fasern als Striatum zu bezeichnen ist, geht deutlich daraus hervor, daß er zunächst von dem Ventrikel (*m*) und darüber von der dünnen Ventrikeldecke umgeben ist.

Als neues Ganglion erscheint in diesem Schnitte das Ektostriatum (*l*), das auf dem vorigen Schnitte nur undeutlich zu erkennen war; in diesem Weigertpräparat erkennt man es an dem dichten Netzwerke von Fasern. Dasselbe ist dem Mesostriatum eng benachbart.

Was aber in diesem Präparate besonders auffällt, das ist die hier zum ersten Male auftretende, sehr starke Querfaserung (*q*), welche man zum großen Teile mit dem Epistriatum (*k*) im Zusammenhange sieht. Ein Teil der dieser Querfaserung angehörigen Nervenbündel strebt nach der anderen Seite hinüber, und zieht, nachdem er sich in der Querfaserung mit den entsprechenden Bündeln der anderen Seite gekreuzt hat, kaudalwärts; ein zweiter Teil (*q''*) wendet sich, ohne vorher zu kreuzen, direkt nach abwärts und verläuft hier zusammen mit den Bündeln der anderen Seite, die in der Querfaserung sich gekreuzt haben.

Außer dieser Querfaserung haben wir in diesem Präparat als zweites System von Fasern die Schrägfaserung (*t*), welche hier hauptsächlich mit dem Ektostriatum (*l*) in Verbindung steht. Aus dem Ektostriatum gehen wieder Fasern hervor, welche in das Hyperstriatum (*a*) eindringen.

Wenn wir noch die von dem Wulste (*c*) ausgehenden Fasern, die als Tractus corticohabenularis in das Ganglion habenulae ziehen, erwähnen, so haben wir das Wesentlichste, was diese Abbildung vom Großhirn zeigt, hervorgehoben. Der Schnitt hat aber noch einen Teil des Thalamus (*u*) getroffen, und wir finden hier die Spitze des großen Thalamuskernes, des Nucleus rotundus (*s*), aus welchem man Fasern gegen das Großhirn ausstrahlen sieht; ferner quergetroffen den Tractus cortico-septo-spinalis (*v*), welcher der im vorigen Schnitte besprochenen Septumfaserung angehört; darüber schräggetroffen einen Nervenzug, welcher vom Mittelhirn durch den Thalamus zum Stirnteile des Großhirns aufsteigt.

Bei *m*, *e*, *e'* und *e''* treffen wir den Ventrikel.

Als wichtige Ergänzung dieses Weigertpräparates dient das Nißlpräparat — Taf. II Fig. 2 —, welches ungefähr dem gleichen Niveau wie der Weigertschnitt entstammt. Es

bedarf diese Abbildung kaum einer besonderen Erklärung. Wir sehen hier die verschiedenen Ganglien außerordentlich deutlich abgegrenzt: das Hyperstriatum (*a*), die Unterwulstregion (*b*), den Wulst (*c c'*), das kleine Ektostriatum (*l*), das Epistriatum (*k*), das Mesostriatum (*t*); ferner zwischen Mesostriatum und Hyperstriatum das Striatum parietale (*sp*); weiter die Querfaserung (*q*); im Thalamus den in diesem Schnitte schon deutlicher hervortretenden Nucleus rotundus (*s*).

Ungefähr in derselben Ausdehnung wie im Weigertpräparate findet sich hier der Ventrikel (*m*, *e*).

Endlich als letzten Frontalschnitt betrachten wir wieder ein Weigertpräparat (Taf. III Fig. 4). Dieser Schnitt ist durch das Gehirn im Niveau von *e* oder etwas dahinter (vgl. Textfigur S. 11) gelegt. Derselbe unterscheidet sich vom vorhergehenden Weigertpräparate besonders dadurch, daß das Mesostriatum (*t*) erheblich an Größe abgenommen hat; und daß die dasselbe durchziehende Schrägfaserung nur noch unbedeutende Faserzüge aufweist. Aber auch die Züge der Querfaserung (*q*) haben sich im Vergleich zum vorigen Schnitte außerordentlich verringert; sie sind durch die Fasern (*q*) vertreten, welche hier alle mit dem Epistriatum (*k*) in Verbindung stehen. Aus dem verkleinerten Epistriatum treten feine Fasern (*i*) heraus, die in das Striatum occipito-temporale, wie man diese Striatumpartie hier nennen muß, ausstrahlen, aber nicht das Pallium (*n*) erreichen können, da dasselbe durch den Ventrikel (*m*) vom Striatum getrennt ist.

Das Ektostriatum (*l*) ist eher etwas größer als im vorigen Schnitte; aus ihm heraus ziehen in reichlicher Zahl feine Fasern in das Hyperstriatum.

Der Wulst (*c*), der Ventrikel bei *e* und *m* verhalten sich wie in dem vorigen Schnitte.

Die tiefer liegenden Gehirnteile (Thalamus und Mittelhirn) sind von dem Schnitte gleichzeitig getroffen. Wir sehen den N. rotundus (*s*) in seiner größten Ausdehnung; ferner aus demselben Fasern (*r*) zum Großhirn hervorgehen; weiter die Thalamusganglien (*G*); den Lobus opticus (*LO*) und außerdem verschiedene quergetroffene Nervenzüge, von denen wir den Tractus cortico-septo-spinalis (*v*) und den Zug zum Stirnteil des Großhirns (*w*) schon im vorigen Schnitte angetroffen haben. Neu erscheint hier das »motorische Feld« (*F*), welches die motorischen Züge der Querfaserung in sich schließt und in gleicher Lage weiter kaudalwärts bis in die Med. obl. zu verfolgen ist.

Das Bild, welches wir von dem Bau des Großhirns des Papageis durch die Kombination der beschriebenen Frontalschnitte gewinnen, wird vervollständigt durch die Abbildungen einiger Horizontal- und Sagittalschnitte.

Betrachten wir zunächst die zwei Sagittalschnitte (Taf. IV), welche beide ungefähr dem gleichen Niveau des Gehirns (s. Orientierungsfigur S. 11 Linie β) entnommen sind und sich gegenseitig ergänzen, indem die eine Abbildung die Faserzüge, die andere die Zellmassen hervortreten läßt. In dem Nißlpräparat sehen wir das durch seine großen Zellen ausgezeichnete Hyperstriatum (aa^1) in seiner ganzen Längsausdehnung. Am voluminösesten erscheint die pars frontalis (*a*); nach hinten zu verschmälert sich das Ganglion. Zuhinterst grenzt es an den Ventrikel, der in der Abbildung als feine weiße Linie markiert ist. Oberhalb des Hyperstriatums sehen wir den Wulst (*c*), an dessen vorderer Grenze (#) sich eine Furche mit dem Durchschnitt einer großen Vene (V. cerebr. ant.) befindet. An dem Wulste selbst kann man zwei Teile deutlich unterscheiden: der obere Teil (*c*) ist die eigentliche

Wulstregion und enthält die Ausbreitung der Septumfaserung; der untere Teil (*b*), welchen ich als Unterwulstregion bezeichne, ist, was schon in den Frontalschnitten hervortrat, durch eine dichte Anhäufung von Ganglienzellen charakterisiert. An seinem hinteren Ende geht der Wulst (bei †) in das durch den Ventrikel von dem Striatum getrennte Pallium (c^1) über. Je weiter man es nach hinten verfolgt, um so mehr sieht man das Pallium sich verschmälern; es stellt hier die außerordentlich dünne, an Nervenelementen arme »Ventrikeldecke« dar.

In dem dieses Nißlpräparat ergänzenden Weigertpräparate sind die Konturen des Hyperstriatums (aa^1) schwerer zu erkennen; doch führt ein Vergleich mit dem Nißlpräparate zum Ziele. Wir sehen sowohl in das Hyperstriatum wie in die Unterwulstregion (*g*) zahlreiche Nervenfasern (*h*) einstrahlen. Dieselben durchziehen zunächst das Mesostriatum (*s*), erfahren darauf zum Teil in dem am oberen Rande des Mesostriatums gelegenen Ektostriatum eine Unterbrechung und gelangen alsdann durch die zwischen dem Meso- und Hyperstriatum befindliche Striatumpartie (Nißlpräparat dd^1) in das Hyperstriatum und in die Unterwulstregion, wo sie endigen.

In beiden Präparaten sehen wir das Mesostriatum (*e*), dessen vorderen Teil ich als »Kopf«, dessen hinteren kleineren Teil ich als »Körper« bezeichne. Der Kopf (*e*) tritt an der Unterfläche des Gehirns in großer Ausdehnung frei zutage. Gegen die Nachbarteile ist das Mesostriatum durch Markfaserzüge (ll^1; Nißlpräparat) abgegrenzt; auch an der Basis des Kopfes sieht man in sagittaler Richtung verlaufende Nervenfasern (*w*). Im ganzen Mesostriatum, besonders jedoch im Körper desselben, treffen wir die »Schrägfaserung«.

In dem etwas weiter medial gelegenen Nißlpräparate sehen wir den Lobus opticus (*t*) noch im Zusammenhang mit dem Großhirn; in dem etwas weiter lateralwärts gelegenen Weigertpräparate findet sich dagegen schon ein Durchschnitt durch den freien Teil des Lobus opticus (*t*).

Betrachten wir schließlich die Horizontalschnitte (Taf. V und VI), die von besonders großer Bedeutung für die Exstirpationsversuche sind: der Horizontalschnitt (Taf. VI) — Weigertpräparat — und der Horizontalschnitt (Taf. V Fig. 2) — Nißlpräparat — entsprechen einander ungefähr und ergänzen sich in bezug auf Zellen und Faserzüge; dieselben sind beide nahe der Basis durch das Großhirn gelegt. Während die hauptsächlichsten Verhältnisse, die sich hier darbieten, bei Berücksichtigung der Frontalschnitte ohne weiteres zu verstehen sind, sei doch noch auf folgende charakteristische Punkte besonders hingewiesen, die in den Frontalschnitten nicht deutlich hervortreten. Von dem Weigertpräparate sind beide Hälften, die sonst übereinstimmen, zur Abbildung gebracht, um die Kommissur, welche beide Köpfe der Mesostriata (*c* und *c'*) verbindet, darstellen zu können; in den Frontalschnitten ist diese Kommissur nicht zu verfolgen, da sich nur Quer- bzw. Schrägschnitte derselben daselbst vorfinden. Gleichzeitig mit den Kommissurenfasern gehen von den Köpfen der Mesostriata noch Faserzüge aus, die sich hinter der Kommissur (*c*) kreuzen, um hierauf kaudalwärts zu ziehen. Besonders wichtig ist ferner die mit † bezeichnete Stelle (linke Seite des Weigertpräparates), wo das Mesostriatum frei an die Oberfläche tritt; diese Stelle ist auch, da sie einen Kreuzungspunkt der verschiedensten Nervenbahnen bildet, für die Exstirpationsversuche wichtig. Unter den sich kreuzenden Zügen läßt sich besonders gut der schon oben kurz erwähnte Faserzug, welcher vom Mittelhirn bzw. von der Medulla oblongata zum Stirnteile des Großhirns heraufsteigt, in seinem vordersten Verlaufe verfolgen (*tr''*, linke Seite des Weigertpräparates). Die Fasern dieses Zuges sieht man hier deutlich nach innen von den Assoziationsfasern (*tre*) liegen, welche den Stirnteil mit dem Epistriatum bzw. dem Striatum temporale verbinden.

Ferner sei hier noch kurz auf den allervordersten Teil des Hyperstriatums hingewiesen, der hier im Querschnitt (*h*) sichtbar ist; weiter auf das Mesostriatum (*m*), welches von der »Schrägfaserung« durchzogen wird; auf das Epistriatum, das in dem Weigertpräparat wenig deutlich (*e*), um so deutlicher in dem Nißlpräparat (*e*) in seinem ganzen Umfange hervortritt; man beachte wie die Ganglienzellen zwischen die Faserzüge weit nach innen (*tr*) sich erstrecken. Ferner sei auf den Ventrikel (*v*) hingewiesen, welcher vorn bei # beginnt und sich um den ganzen hinteren Teil der Hemisphäre herumzieht; die Ventrikeldecke ist überall sehr dünn, nur an wenigen Punkten zeigt sie sich ein wenig stärker.

In dem Weigertpräparate sehen wir endlich neben der schon erwähnten Schrägfaserung die mächtige Querfaserung mit ihren verschiedenen Zügen, von denen die einen (*tr*) mit dem Epistriatum (*e*) in Verbindung stehen, während andere, die von vorn her kommen, direkt in die Querfaserung einmünden. Aus dem Epistriatum (*e*) sieht man die zahlreichen feinen Markfasern (*f*) hervorgehen, die in das unterhalb des Ventrikels gelegene Striatum ausstrahlen.

Der dritte und letzte Horizontalschnitt (Taf. V Fig. 1) ist etwas oberhalb der beiden anderen Horizontalschnitte durch das Großhirn gelegt. Die Verhältnisse dieses Schnittes sind denen des eben besprochenen Weigertpräparates sehr ähnlich. Nur tritt hier das Mesostriatum (*m*) nicht frei zutage, sondern ist von dem Stirnteile bedeckt. Die Kommissur, welche beide Köpfe der Mesostriata verbindet, ist in diesem Schnitte nicht sichtbar, da dieselbe näher der Basis des Gehirns gelegen ist; dagegen sieht man hier die Kommissur, welche beide Epistriata verbindet. Mit derselben verlaufen andere Züge (*tr*), die in der Mitte kreuzen, um dann kaudalwärts zu ziehen.

C. Genauere Beschreibung der einzelnen Teile des Großhirns.

Nachdem wir jetzt durch die Betrachtung der verschiedenen Schnitte durch das Gehirn eine Vorstellung von den Lagebeziehungen der Teile, aus denen das Großhirn sich zusammensetzt, erhalten haben, wollen wir dazu übergehen, die wichtigsten dieser Teile noch genauer zu schildern. Wir werden dabei zuerst das Pallium, dann das Striatum mit den verschiedenen Großhirnganglien, schließlich die Faserzüge und ihren Verlauf zu betrachten haben.

a) Pallium.

Die Frage, ob die Vögel eine Großhirnrinde besitzen, und die eventuelle Ausbreitung derselben ist in vergleichend anatomischer wie in physiologischer Beziehung von der größten Bedeutung. Bumm war zu der Ansicht gekommen, daß die Großhirnrinde der Vögel gegenüber der der Säuger ein »quantitativ und qualitativ defektes Gebilde« ist. Auch Edinger fand wohl die Großhirnrinde gegenüber dem Striatum nur unbedeutend; er läßt aber doch daselbst wichtige Züge, wie z. B. den Tractus occipito-mesencephalicus, endigen und sieht in diesem »Rindenzuge« eine der Sehstrahlung der Säuger entsprechende Nervenbahn, so daß sich nach ihm beim Vogel »die erste richtige Hinterhauptsrinde mit Sehstrahlung« vorfindet. Auch bei anderen Teilen des Großhirns spricht Edinger von »Rinde« und läßt daselbst Fasern entspringen und enden; er hebt speziell die kräftige Rindenfaserung der Papageien hervor. Diese Befunde Edingers entsprechen nicht meinen Untersuchungen, welche mich zu dem Ergebnis geführt haben, daß mit Ausnahme der Wulstfaserung, deren Züge eventuell als Rindenzüge aufzufassen sind, keinen anderen Bahnen Rindenursprung zukommt. Nach meinen Ergebnissen, welche, wie wir noch sehen werden, mit den physiologischen

Resultaten im Einklang stehen, ist das Pallium fast überall nur als eine ganz dünne, an Nervenelementen arme Schicht zu betrachten, bei der von Funktion keine Rede sein kann. Und was für die Papageien gilt, gilt wohl erst recht für andere Vogelarten, da bei den Papageien auch nach Edingers Meinung die höchste Entwickelung des Großhirns erreicht ist. Doch gehen wir jetzt genauer auf die Ausbreitung des Palliums ein. Die Schwierigkeit der Beurteilung rührt daher, daß das Pallium, welches, wie es die Entwickelung des Großhirns mit sich bringt, zunächst überall das Striatum als freier Mantel umgibt, später zum großen Teil mit dem Striatum fest verwächst, so daß im größten Bereich des Gehirns ein Ventrikel fehlt. Nur am hinteren Pol und medial finden wir später noch den Ventrikel und sehen, wie das Striatum an diesen Stellen frei in denselben hineinragt.

Am freien Pallium können wir entsprechend der Lage desselben drei verschiedene Abteilungen unterscheiden: erstens die Abteilung am hinteren Pol des Gehirns, welchen das freie Pallium fast in seiner ganzen Ausdehnung umgibt. Es fehlen der Ventrikeldecke, wie ich das Pallium hier nenne, die charakteristischen Eigentümlichkeiten einer Rinde vollkommen; sie ist arm an Nervenfasern und Ganglienzellen und so dünn, daß sie ungemein leicht zerreißt. Das Verhalten des Palliums an dieser Stelle des Gehirns ist von Edinger in seiner Abbildung eines Frontalschnittes durch ein Papageigehirn nicht richtig zur Anschauung gebracht; es fehlt in dieser Abbildung der Ventrikel, so daß der Anschein entsteht, als endigten die Markstrahlen in der »Rinde«. Ich habe das dünne Pallium, zu dessen Erhaltung es beim Abziehen der Dura besonderer Vorsicht bedarf, in den Abbildungen überall genau wiedergegeben, weil durch diese Feststellung der »Rindenursprung« mancher Nervenbündel von vornherein zu verneinen ist. Dort, wo die Ventrikeldecke sich dem Septum nähert, gewinnt sie etwas an Dicke; der dickere Teil, welcher mehr Nervenfasern und Ganglienzellen enthält, ist gegen den dünneren deutlich abgesetzt; vgl. die Horizontalschnitte durch das Großhirn, in welchen diese Verhältnisse gut zu verfolgen sind. Als zweiten Teil des freien Palliums wollen wir das Septum betrachten, welches die Fortsetzung des dorsalen Wulstes bildet und die Nervenzüge enthält, die vom Wulste abwärts verlaufen. Das Septum ist durch den Ventrikel von der gesamten medialen Fläche des Gehirns geschieden; auch ihm fehlen die Charakteristika der Rinde. Den dritten und stärkst entwickelten Teil des Palliums stellt der Wulst selbst dar; aber nur seine medialste Partie ist in der ganzen sagittalen Ausdehnung durch den Ventrikel von dem darunter gelegenen Striatum getrennt; der übrige laterale Teil ist zwar deutlich von dem Striatum zu unterscheiden, hängt aber mit demselben doch durch eine Zellschicht fest zusammen, welche ich als Unterwulstregion bezeichnet habe. Der Wulst ist der einzige Palliumteil, welcher als Hirnrinde in Betracht kommen kann. Hier finden sich große Ganglienzellen, die an die für die Großhirnrinde der Säuger charakteristischen Pyramidenzellen erinnern. Hier entspringt ferner ein Nervenzug, der nach Lage, Verlauf und Funktion der Pyramidenbahn der Säuger vergleichbar ist. Ich komme auf denselben bei Besprechung der Wulstseptumfaserung genauer zurück.

Wo der Ventrikel und die freie Ventrikeldecke fehlt, überzieht, wie anzunehmen ist, das Pallium als dünne Schicht, die fest mit dem Striatum verwachsen ist, das Gehirn. Aus manchen Anhaltspunkten ergibt sich von vornherein, daß an vielen Stellen eine »Rinde« nicht vorhanden sein kann. Betrachten wir z. B. in unseren Präparaten den Stirnteil des Großhirns, so sehen wir, daß die oberflächlichste Partie dieses Teiles die Fortsetzung der Striatumpartie bildet, welche unterhalb des Wulstes, mithin unterhalb der Rinde gelegen

ist (s. Abbildung Taf. IV Fig. 2). Es handelt sich an beiden Stellen um Teile des Hyperstriatums.

Die Gleichartigkeit der oberflächlichsten Partien des Gehirns dort, wo ein Ventrikel fehlt, mit den oberflächlichen Partien des Striatums da, wo ein Ventrikel vorhanden ist, spricht auch an anderen Stellen des Gehirns, z. B. am Temporalpole (s. Abbildung Taf. V Fig. 2) gegen das Bestehen einer »Rinde« bez. dafür, daß das Pallium nur als dünne, funktionslose Schicht das Striatum überzieht. Die Struktur der Großhirnoberfläche ist eben fast überall dieselbe, mag ein Ventrikel vorhanden sein oder nicht. Auch an der Unterfläche des Stirnteiles kann keine »Rinde« vorhanden sein, da hier in sagittaler Richtung nahe der Oberfläche mehrere Nervenbahnen, darunter ein Assoziationszug vom Stirnteile zum Epistriatum, verlaufen. Ebenso sicher fehlt die Rinde an der lateralen Grenze des Hyperstriatums; vgl. die Abbildung des Nißlpräparates Taf. II Fig. 2. Die Nervenfasern sieht man hier in charakteristischer Weise zum Hyperstriatum verlaufen und nicht an die Oberfläche des Gehirns herangehen.

b) Striatum.

Gehen wir jetzt nach der Betrachtung des Palliums auf die einzelnen Teile, welche das Striatum zusammensetzen, etwas genauer ein, so haben wir uns zunächst mit dem Mesostriatum zu beschäftigen, das die eigentliche und direkte Fortsetzung der unteren Gehirnteile, speziell des Thalamus bildet.

Mesostriatum.

Daß wir an demselben einen Kopf und einen Körper unterscheiden können, daß der Kopf an der Basis des Gehirns in großer Ausdehnung frei zutage tritt, habe ich bereits erwähnt. Edinger nennt den vordersten Teil des Mesostriatums »Lobus parolfactorius« und beschreibt unter Hinweis auf Frontalschnitte, daß derselbe durch die abwärts strebenden Fasern des Frontalmarkes in zwei Teile geteilt wird. In der Abbildung der Basis eines Papageigehirns und in der dazu gehörigen Beschreibung bezeichnet er jedoch einen ganz anderen Teil des Gehirns als »Lobus parolfactorius«, einen Teil, welcher nicht dem Mesostriatum angehört, auch nicht durch Faserzüge in zwei Teile zerschnitten wird, vielmehr nach vorn von jenem Lobus parolfactorius gelegen ist. Das Mesostriatum trägt insofern einen eigenen Charakter, als dasselbe außerordentlich reich an feinsten, Netze bildenden Nervenfasern, arm aber an größeren Ganglienzellen ist, so daß dasselbe auch nicht als Ganglion aufzufassen ist. Der Sagittalschnitt (Taf. IV Fig. 1) gibt ein anschauliches Bild von der Längsausdehnung des Mesostriatums; man sieht hier Kopf und Körper, beide miteinander durch eine etwas schmälere Partie verbunden. Der bei den Papageien so außerordentlich entwickelte Kopf des Mesostriatums zeigt in bezug auf die daselbst vorhandenen Nervenzüge ein wesentlich anderes Verhalten als der Körper, insofern als in dem Kopfe hauptsächlich Nervenfasern entspringen bzw. endigen, während der Körper zumeist nur von Nervenzügen durchzogen wird. Die das Mesostriatum durchquerenden Züge sind wohl insgesamt als zentripetale Züge aufzufassen, während die Eigenfasern des Kopfes zum großen Teil zentrifugalen Charakter besitzen. Die genannten zentripetalen Züge gehen zum Teil in das Ektostriatum, von da in das Hyperstriatum, zum Teil direkt in das letztere über; ein dritter Faseranteil begibt sich in die Unterwulstregion, wo er mit den Netze bildenden Ausläufern der Wulstseptumfaserung zusammentrifft. Ein Teil der zentripetalen Züge endigt wohl auch im Mesostriatum selbst. Die Köpfe beider Mesostriata sind durch eine Kommissur verbunden, die nur auf den Horizontalschnitten deutlich ist; s. Abbildung Taf. VI.

Außer den Faserzügen, welche im Mesostriatum enden bzw. entspringen, und denen, welche dasselbe durchqueren, um andere Gehirnteile zu erreichen, gibt es drittens noch Züge, welche das Mesostriatum von außen umgeben und Edingers Lamina medullaris darstellen, an der man entsprechend der Gestalt des Mesostriatums einen horizontalen und einen vertikalen Schenkel unterscheiden kann. Diese Fasermassen, die aus dem Meso- und Hyperstriatum hervorgehen, verlaufen zunächst in dem horizontalen Schenkel der Lamina nach außen, alsdann in dem vertikalen nach abwärts, um dann in die Querfaserung einzumünden, eventuell mit dem Epistriatum in Verbindung zu treten.

Hyperstriatum.

Dieses weitaus größte Ganglion des Großhirns ist durch das Striatum parietale vom Mesostriatum getrennt. Die beiden Sagittalschnitte (Weigertpräparat Taf. IV Fig. 1 und Nißlpräparat Taf. IV Fig. 2) ergänzen sich gegenseitig, um ein anschauliches Bild der Faserzüge und Ganglienzellen des Hyperstriatums zu gewähren. Aus dem Nißlpräparate, in welchem wir den großzelligen Charakter des Ganglions klar erkennen, geht deutlich hervor, daß wir nicht die ganze oberhalb des Mesostriatums gelegene Hirnpartie, wie Edinger es tut, als einen einheitlichen Teil auffassen dürfen; es handelt sich hier um ganz verschiedenartige Teile, nur den durch seine großen Zellen ausgezeichneten und scharf abgegrenzten Kern dürfen wir als Hyperstriatum bezeichnen. Man kann an demselben eine Pars frontalis, eine Pars parietalis und occipitalis unterscheiden, ohne daß sich diese Teile genau voneinander abgrenzen ließen. Das Hyperstriatum ist am ehesten dem Nucleus caudatus der Säuger vergleichbar; wie bei diesem könnte man auch einen Kopf, einen Körper und einen Schwanzteil an dem Ganglion unterscheiden. Der Stirnteil des Hyperstriatums ist in der Tiefenausdehnung (s. Sagittalschnitt), die beiden anderen Teile sind in der Flächenausdehnung besonders entwickelt. Die Sonderung der Nervenfasern, die mit dem Hyperstriatum zusammenhängen, bietet große Schwierigkeiten; auch ist es schwer zu entscheiden, wie viele der Fasern, die durch das Mesostriatum in das Hyperstriatum hinaufsteigen, in dem an der Grenze des Mesostriatums gelegenen Ektostriatum eine Unterbrechung erfahren. Wie die Abbildung (Taf. II Fig. 1) zeigt, treten lateralwärts in das Hyperstriatum mehr Nervenzüge ein als medialwärts. Die zentripetalen und die zentrifugalen Bahnen des Ganglions schlagen, nach den Ergebnissen der Marchipräparate zu urteilen, verschiedene Wege ein: die zentripetalen Züge, welche von den Thalamusganglien derselben Seite ausgehen, steigen mitten durch das Mesostriatum in der Schrägfaserung herauf; die zentrifugalen Züge dagegen gehen vom Hyperstriatum in die das Mesostriatum umhüllende Lamina medullaris über, in welcher sie bis zum inneren Teil des Epistriatums zu verfolgen sind. Nach der Exstirpation des Hyperstriatums kommt es nur zu einer Schwärzung der Fasern bis zum Epistriatum hin; darüber hinaus — in den anschließenden Zügen der Querfaserung — ließ sich keine Schwärzung konstatieren.

Die Unterwulstregion, die unmittelbar über dem Hyperstriatum, zwischen diesem und dem Wulste, gelegen ist, besteht aus einer deutlich gegen die Nachbarteile abgrenzbaren Zellschicht, in welcher die im Septum verlaufenden Nervenbahnen des Wulstes mit den durch das Mesostriatum usw. aufsteigenden Faserzügen zusammentreffen. Es handelt sich bei letzteren um solche Fasern, welche im Ektostriatum keine Unterbrechung erfahren, sondern direkt durch das Mesostriatum hindurch in das Striatum parietale und occipitale treten und nach darauffolgender Durchquerung des Hyperstriatums in die Unterwulstregion gelangen, um hier wohl die sensiblen Fasern dieser Region zu bilden, während die motorischen

Fasern derselben von den im Septum verlaufenden Zügen dargestellt werden. Die Unterwulstregion zeigt sich am meisten unterhalb der vordersten Partie des Wulstes entwickelt; die Lage der Zellschicht erkennt man sehr gut in den Abbildungen Taf. II Fig. 2 und Taf. IV Fig. 2. Dort wo der Wulst fehlt, fehlt auch die Unterwulstregion; sie ist daher wohl als ein Teil des Wulstes zu betrachten.

Ektostriatum.

Die Lage dieses Ganglions, welches im Vergleiche zum Hyperstriatum nur von unbedeutender Größe ist, sehen wir in den Abbildungen Taf. II Figg. 1 und 2. Daselbst ist auch sein Lageverhältnis zum Mesostriatum deutlich gekennzeichnet; es sitzt mit seiner Basis dem Mesostriatum auf und breitet sich von hier aus in ganz schmaler Fläche über das Mesostriatum nach vorn hin aus, wobei es wahrscheinlich bis zum Stirnteil sich ausdehnt. Indem es sich nach vorn hin so außerordentlich verschmälert, besteht es hier im wesentlichen aus einem engen Geflecht markhaltiger Nervenfasern, während größere Ganglienzellen, die in dem Faserwerke des eigentlichen Ganglions in reichlicher Zahl vorhanden sind, hier fast ganz fehlen. Da das Ganglion ferner eine Fortsetzung auch nach hinten, in das Striatum occipitale, aussendet (s. Taf. IV Fig. 1 und 2), so kann man am Ektostriatum drei Teile unterscheiden: 1. die Pars parietalis, welche das Hauptganglion in sich schließt, 2. die nach vorn sich ausbreitende dünne Zunge als Pars frontalis und 3. die nach hinten ragende Fortsetzung als Pars occipitalis.

Das Ektostriatum bildet wahrscheinlich ein rein sensibles Ganglion, welches die durch das Mesostriatum aufsteigenden Züge der Schrägfaserung aufnimmt. Aus dem Ektostriatum strahlen reichliche Mengen feiner Fasern in das Hyperstriatum aus; nach der Exstirpation des Hyperstriatums gehen die Zellen des Ektostriatums zum großen Teil zugrunde. Ob auch Fasern aus dem Ektostriatum in die Unterwulstregion gelangen, ist noch nicht sicher. Hier überwiegen jedenfalls die Fasern, welche ohne Vermittelung des Ektostriatums vom Mesostriatum her direkt dorthin aufsteigen. Daß auch vom Ektostriatum zentrifugale Züge ausgehen, halte ich nach den Ergebnissen der Degenerationsmethode nicht für wahrscheinlich. Der nach hinten ragende Teil des Ektostriatums steht mit aus dem Epistriatum hervorgehenden Faserzügen in Beziehung. Es kommt hier demnach zu einer Verbindung der beiden Ganglien. Auch aus diesem Teile des Ektostriatums gehen feine Fasern hervor, welche in den hinteren Abschnitt des Hyperstriatums einstrahlen (vgl. den Sagittalschnitt Taf. IV Fig. 1).

Epistriatum.

Die Lage dieses Ganglions und sein Verhältnis zu den anderen Abschnitten des Großhirns tritt in vielen Abbildungen deutlich hervor. Es liegt lateralwärts vom Mesostriatum, an welches es unmittelbar, nur durch markhaltige Nervenfasern getrennt, angrenzt. Eine schmale Zunge erstreckt sich nach vorn dicht am Mesostriatum entlang (s. Taf. V Fig. 2).

Größe und Lage dieses Ganglions ist bei den verschiedenen Vogelarten außerordentlich wechselnd. Im hinteren Teil des Großhirns bei den Tauben, am weitesten nach hinten bei den Raben gelegen, treffen wir dasselbe mehr nach vorn zu bei den Papageien. Man kann an dem bei den Papageien sehr entwickelten Ganglion eine Pars anterior, eine Pars posterior und eine Pars inferior unterscheiden; es ist durch den Reichtum an großen Ganglienzellen, den größten, die wir überhaupt im Großhirn antreffen, ausgezeichnet; doch besitzt es keinen einheitlichen Bau, sondern ist aus Zellen von verschiedener Größe und Gruppierung zusammengesetzt. Unten am Schläfenpol, in der Pars inferior, treffen wir eine dichtere An-

häufung von kleineren Zellen, nach vorn zu in der Pars anterior sehr große Zellen, die weniger dicht nebeneinander liegen, und ganz hinten wieder kleinere Zellen in reichlicherer Menge. Das Ganglion ragt weiter medianwärts, als die Weigertpräparate erkennen lassen, indem die Zellen des Ganglions zwischen die daselbst befindliche Querfaserung sich hineinerstrecken; wir können danach auch einen äußeren und inneren Teil am Ganglion unterscheiden. Seine wirkliche Ausdehnung ist aus den Nißlpräparaten zu ersehen. Edinger rechnet auf Grund seiner Beobachtungen bei anderen Vögeln noch die das eigentliche Ganglion umgebenden Partien zum Epistriatum, indem der Assoziationszug, der vom Stirnteile zum Hinterhauptsteile verläuft, bei manchen Vögeln außerhalb des eigentlichen Ganglions endigen soll. Doch erscheint mir das nicht als ein ausschlaggebender Grund, um das durch die Anordnung der Zellen wohl charakterisierte Ganglion mit andersartigen Teilen zu vereinigen; zumal beim Papagei der betreffende Assoziationszug in dem Ganglion selbst ganz deutlich sein Ende findet bis auf einzelne feine Fasern (s. Taf. VI *p*), die nur bis zu dem allervordersten Teile des Striatum temporale gelangen. Das Epistriatum ist lateralwärts von dem Striatum temporale und occipitale (s. S. 10) bzw. occipito-temporale umgeben; noch weiter lateralwärts treffen wir den Ventrikel und die Ventrikeldecke. Die »temporo-occipitale Rinde Edingers« findet sich bei den Papageien nicht. Die Auffassung Edingers rührt daher, daß der Autor, wie auch seine Abbildung von dem Frontalschnitte eines Papageigehirns es zeigt, die dünne Ventrikeldecke übersehen hat. Das Epistriatum ist bei manchen Vögeln, wie z. B. bei den Tauben, so nahe der Oberfläche des Gehirns gelegen, daß leicht der Eindruck entstehen kann, als bilde es die Rinde, zumal wenn die zarte Ventrikeldecke der Beobachtung entgeht. Das Ganglion bildet den Ausgangspunkt verschiedener Faserzüge, die zum großen Teil der »Querfaserung« angehören. Eine kurze Übersicht über diese Züge, von denen die einen als Assoziations- bzw. Kommissurenfasern mit anderen Großhirnteilen in Verbindung stehen, während die anderen zu unteren Gehirnteilen herabsteigen, sei hier angeschlossen: zunächst seien hier die Faserzüge genannt, welche beide Epistriata als Kommissur miteinander verbinden (s. S. 24). Als Assoziationsfasern kommen ferner die Faserzüge in Betracht, welche vom Stirnteile zum Epistriatum verlaufen (s. Taf. VI). Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß sich darunter auch Fasern befinden, welche das Riechhirn mit dem Epistriatum verbinden. Weiter bestehen Verbindungen des Epistriatums mit den verschiedenen Teilen des Hyperstriatums. Diese Züge, welche an der Grenze des Mesostriatums in der Lamina horizontalis und verticalis verlaufen, endigen, wie die Marchipräparate zeigen, in dem inneren Teil des Epistriatums. Auch das Vorhandensein von Assoziationszügen zum Mesostriatum und Ektostriatum ergeben die Präparate.

Es mögen hier weiter die zahlreichen Markfasern Erwähnung finden, welche aus dem Epistriatum in das das Ganglion von außen umgebende Striatum temporale und occipitale einstrahlen; es handelt sich um feinere und dickere Fasern, welche aus den oberflächlicheren und tieferen Teilen des Ganglions hervorgehen (vgl. besonders die Abbildungen Taf. II Fig. 1 und Taf. V Fig. 1). Diese Markfasern bilden keinen »Stabkranz« im Sinne des Stabkranzes der Säuger; denn wie die Abbildungen zeigen, endigen die Fasern schon im Striatum; die Stelle, wo sie endigen, ist fast überall durch den Ventrikel vom Pallium (Ventrikeldecke) getrennt; und wo der Ventrikel fehlt, läßt sich leicht erkennen, daß hier die oberflächlichste Hirnpartie dem benachbarten, unterhalb des Ventrikels gelegenen Striatum so vollständig gleicht, daß man auch hier keine »Rinde« annehmen kann.

Schließlich sind die Nervenbahnen hervorzuheben, welche das Epistriatum mit den niederen Gehirnteilen verbinden, und welche sämtlich in der Querfaserung verlaufen. Die

physiologischen Ergebnisse erfordern hier das Vorhandensein von zentrifugalen und zentripetalen Bahnen; die mittels der Degenerationsmethode erzielten Resultate sprechen für eine solche Annahme. Nach der Exstirpation des Epistriatums, besonders des hinteren und mittleren Drittels, läßt sich in der Querfaserung eine Degeneration einer großen Reihe von Fasern erkennen, von denen ein Teil auf derselben Seite nach abwärts umbiegt; ein zweiter Teil zunächst in der Querfaserung mit den gleichen Fasern der anderen Seite sich kreuzt, um dann auch sich kaudalwärts zu wenden. Die Fasern, die auf der gleichen Seite bleiben und wahrscheinlich schon im Thalamus endigen, sind als zentripetale aufzufassen und gehören der Seh- bzw. auch der Hörbahn an. Die übrigen, speziell die in der Querfaserung kreuzenden, die sich durch eine stärkere Schwärzung auszeichnen, sind als zentrifugale Fasern anzusehen; sie lassen sich bis zu den distalsten Teilen der Medulla oblongata verfolgen.

Ob, wie die physiologischen Versuche wahrscheinlich machen, Hörfasern, vom Thalamus ausgehend, im Epistriatum endigen, bleibt noch eine offene Frage; ebenso ist es noch nicht hinreichend entschieden, ob Riechfasern zugleich mit dem Tractus fronto-epistriaticus in das Epistriatum eintreten. Wäre das der Fall, so hätten wir im Epistriatum das Hauptzentrum für die Sinnesnerven zu sehen, von denen die optischen Fasern im hinteren Teile, die akustischen im unteren und die Riechfasern mehr vorn endigen.

Die Exstirpation des Epistriatums unterliegt großen Schwierigkeiten, wie aus der Beschreibung und den Abbildungen sich erkennen läßt. Es liegt in der Tiefe, stößt daselbst unmittelbar an andere wichtige Großhirnteile, besonders an das Mesostriatum, so daß an eine isolierte Exstirpation nicht zu denken ist. Bei der Operation wird die ganze Querfaserung durchschnitten, so daß die Exstirpation einer Ausschaltung dieser Faserung gleichkommt; nur einige Züge, welche ohne Vermittelung des Epistriatums in die Querfaserung einmünden, können bei der Exstirpation unverletzt bleiben.

D. Der Verlauf der Nervenzüge im Großhirn.

Betrachten wir jetzt die Anordnung und den Verlauf der Nervenfasern im Großhirn, so sehen wir, daß wir eine Reihe scharf voneinander gesonderter Züge von verschiedener Verlaufsrichtung unterscheiden können. Die Züge finden wir besser differenziert als bei vielen anderen Vogelarten, besonders weit besser wie bei den Tauben, welche bisher meist für die Untersuchung der Nervenbahnen verwendet worden sind.

a) Pallium- (Wulst-) Faserung.

Wir haben schon oben hervorgehoben, daß einzig und allein die vom Wulste entspringenden Fasern als Rindenfasern in Betracht kommen können, während alle übrigen Nervenzüge des Großhirns nur mit dem Striatum und seinen verschiedenen Abschnitten in Verbindung stehen. Besonders wichtig sind die Nervenbahnen, welche von dem vorderen Teile des Wulstes ausgehen und im Septum kaudalwärts verlaufen. Nach der Exstirpation des Wulstes oder nach der Durchschneidung der Septumfaserung bei ihrem Austritt aus dem Wulste (s. Textfigur S. 39; der Schnitt ist durch die gestrichelte Linie »*x*« bezeichnet) kommt es regelmäßig zu einer außerordentlich starken Degeneration in der Faserung des Septums; je weiter kaudalwärts man die geschwärzten Fasern in der Scheidewand verfolgt, um so enger sieht man sie zu einem kompakten Bündel sich zusammenschließen, welches **vor** der Querfaserung sich ventralwärts wendet. Doch bleibt das Bündel nicht lange geschlossen; bereits vor dem Beginn des Thalamus teilt es sich in zwei Teile;

der eine Teil wendet sich, wie es Edinger u. a. für den Tractus septo-mesencephalicus beschrieben haben, alsbald lateral- und dorsalwärts und verliert sich am Außenrande des Mittelhirns; der andere stärkere Teil verläuft weiter als ventrales Bündel kaudalwärts; nimmt dasselbe auch allmählich an Stärke ab, so konnte ich die letzten Fasern doch bis in die distalsten Teile der Medulla oblongata, vielleicht bis in das Rückenmark verfolgen. Dieser Teil entspringt von der vordersten Spitze des Wulstes; im Thalamus, Mittelhirn usw. bildet er die ventralst gelegene Nervenbahn. In Edingers Frontalschnitt durch das Großhirn eines Papageis ist der Nervenzug unrichtigerweise als Tractus quinto-frontalis bezeichnet.

Nach seinem Verlaufe, seiner Lage und seiner Funktion (Leitung der elektrischen Erregungen vom Wulste zu den Extremitäten) ist dieser vorderste Teil der Septumfaserung der Pyramidenbahn der Säuger zu vergleichen, zumal seine Fasern ihren Ursprung aus dem Großhirnteile nehmen, welcher einzig und allein als »Rinde« in Betracht kommt. Für den zweiten Teil der Septumfaserung, welcher aus dem Wulste erst hinter der Spitze hervorgeht, wollen wir den Namen »Tractus septo-mesencephalicus« beibehalten. Die vordersten Fasern wollen wir dagegen vorläufig als »Tractus cortico-septo-spinalis« bezeichnen.

Mir will es scheinen, als ob das von manchen Autoren als »Fornix« betrachtete kleine Bündel einen Teil meines Tractus cortico-septo-spinalis bildet; ebenso ist wohl der Fasciculus praecommissuralis Edingers, welcher von ihm unvollkommen bei den Tauben, besser bei der Gans beobachtet wurde, als ein Teil des obigen Zuges zu betrachten. Edinger nennt den Zug Tractus septo-hypothalamicus, weil er im Septum entspringt, an der Hirnbasis sich abwärts verfolgen lasse und medial und nach hinten vom Ganglion ektomamillare endige.

Beide Züge, der Tractus cortico-septo-spinalis und der Tractus septo-mesencephalicus gehen aus den oberflächlichsten Partien des Wulstes, und zwar aus dem daselbst befindlichen Netzwerke von Fasern hervor (s. Abbildungen Taf. III). Die oben beschriebene Teilungsstelle beider Züge sieht man in Form zweier Spitzen in der Abbildung Taf. III Fig. 3 angedeutet; die Fasern des Tractus cortico-septo-spinalis liegen nach außen, die des Tractus septo-mesencephalicus nach innen; letztere sind im Begriff sich lateral- und dorsalwärts zu wenden. Das Netzwerk des Wulstes steht in Verbindung mit der Schicht großer Ganglienzellen, welche, dicht unterhalb des Wulstes gelegen, von mir als »Unterwulstregion« bezeichnet wurde. Diese Schicht, die unmittelbar an die großen Zellen des Hyperstriatums angrenzt, jedoch deutlich von demselben unterscheidbar ist, bildet, wie erwähnt, den Treffpunkt der motorischen Septumfaserung und der sensiblen Faserung, die durch das Mesostriatum heraufsteigt. Während der Verlauf der bisher besprochenen zwei Züge der Wulstseptumfaserung sicher centrifugaler Natur ist, steht dies nicht so fest von den Fasern, welche aus den hintersten Teilen des Wulstes und der »Ventrikeldecke« hervorgehen. Es handelt sich hier um die Fasern des Tractus cortico-habenularis (Edinger). Die Degeneration dieser Fasern nach Abtragung des Palliums ist nicht so stark ausgesprochen, wie wir das von der übrigen Septumfaserung berichteten. Weswegen wir vermuten, daß hier nicht eine zentrifugale Bahn vorliegt. — Außerdem wäre noch der zarten Fasern der Commissura Pallii zu gedenken, welche die hinteren Teile des Palliums beider Seiten miteinander verbindet.

b) Striatumfaserung.

Gehen wir jetzt zu den Nervenbahnen des Striatums über, so sehen wir in den verschiedenen Abschnitten desselben, die wir unterscheiden konnten, Faserzüge ihren Ursprung nehmen und ihr Ende finden. Bei der vorhergehenden Beschreibung der Abbildungen haben wir, als besonders in die Augen fallend, eine Quer- und eine Schrägfaserung unter-

schieden. Diese Einteilung, welche so deutlich in den Frontal- und Horizontalschnitten hervortritt, ist keine rein äußerliche, da der Charakter der Faserungen ein verschiedener ist. Während die Schrägfaserung wahrscheinlich nur zentripetale Fasern enthält, gehören der Querfaserung (mit Ausnahme der im Septum verlaufenden Züge) sämtliche zentrifugalen Nervenbahnen des Großhirns an. Außerdem finden sich in der Querfaserung die Bahnen der Sinnesnerven, die mit dem Epistriatum in Beziehung stehen. Die Schrägfasern verlaufen ferner innerhalb, die Querfasern hauptsächlich außerhalb des Mesostriatums. Diese Einteilung dient auch dazu, das Verständnis für die Exstirpationen zu erleichtern; beide Fasersysteme lassen sich, jedes für sich, operativ in Angriff nehmen; beide stehen mit bestimmten großen Ganglien in Verbindung. Einzelne Züge der Querfaserung lassen sich nur durch Zufall verletzen; während es leichter möglich ist, bestimmte Züge der Schrägfaserung für sich zu durchschneiden.

1. Querfaserung.

Dieselbe ist bei den Papageien im Gegensatze zu andern Vögeln, wo wir eine analoge Faserung unterscheiden können, besonders stark entwickelt; z. B. viel stärker wie bei den Bussarden, bei welchen sonst die in Frage kommenden Teile ganz ähnlich angeordnet sind. Die einzelnen Züge der Querfaserung sind nicht leicht zu entwirren; doch lassen sich besonders mit Zuhilfenahme der Marchischen Methode einige nach Ursprung und Verlauf ganz charakteristische Bahnen aus dieser auf den ersten Blick einheitlich erscheinenden Faserung aussondern. Die Querfaserung wurde als vordere Kommissur beschrieben, welche beide Epistriata miteinander verbinden soll. Doch zeigt es sich, bei den Papageien wenigstens, daß nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Züge solche Kommissurenfasern bildet. Den bei weitem größeren Teil der Züge sehen wir nach vorheriger Kreuzung oder ungekreuzt kaudalwärts verlaufen.

Es lassen sich demnach in der Querfaserung folgende Züge unterscheiden; indem ich dazu alle Züge rechne, welche auch nur ein Stück in derselben verlaufen:

a) Die Kommissurenfasern. Hierzu gehört erstens die eben genannte Kommissur zwischen den beiden Epistriata, die wir als Commissura inter-epistriatica bezeichnen können. Die Fasern derselben entarten nicht von einem Epistriatum zum anderen nach Exstirpation eines Epistriatums; man kann die schwarzen Schollen in den nach Marchi behandelten Präparaten nur ungefähr bis zur Mitte oder wenig darüber hinaus verfolgen. Doch ist dies nicht die einzige Kommissur, welche man in der Querfaserung antrifft; sondern, wie ausschließlich die Horizontalschnitte, diese jedoch sehr deutlich zeigen (s. Taf. VI), ist noch eine zweite Kommissur zu unterscheiden, welche die Köpfe beider Mesostriata miteinander verbindet, eine Commissura inter-mesostriatica. Die Fasern derselben bilden den vordersten Teil der Querfaserung; in ihrem Ursprungsgebiete weit auseinanderliegend schließen sich die Fasern, je mehr sie sich der Mitte nähern, um so enger aneinander.

b) Züge, welche zunächst mit den Kommissurenfasern in der Querfaserung verlaufen, dann aber zu den unteren Gehirnteilen herabsteigen. Hierzu sind zu rechnen:

1. Faserzüge, welche zugleich mit den letzterwähnten Kommissurenfasern aus den Köpfen der Mesostriata entspringen, dann aber in der Querfaserung sich kreuzen, um hierauf im »motorischen Felde« kaudalwärts zu verlaufen. Ein Teil der Fasern kreuzt nicht, sondern wendet sich direkt kaudalwärts. Ob die den Köpfen des Mesostriatums angehörigen Züge außer den zentrifugalen Fasern auch zentripetale enthalten, ließ sich nicht mit Sicherheit

entscheiden. Doch halte ich es für wahrscheinlich, daß ein Teil dieser Fasern zu dem Nucleus rotundus Thalami in Beziehung steht.

2. Der Querfaserung schließen sich weiter die Nervenzüge an, welche, das Mesostriatum als Lamina medullaris umhüllend, zunächst im horizontalen, dann im vertikalen Schenkel der Lamina an der Grenze des Mesostriatums verlaufen, alsdann zwischen Mesostriatum und Epistriatum in die Querfaserung einmünden. Ihren Ursprung nehmen diese Fasern, ehe sie in den horizontalen Schenkel der Lamina eintreten, zum Teil in dem Hyperstriatum, zum Teil im Mesostriatum. Beide Faserarten scheinen aber nicht den gleichen, weiteren Verlauf zu nehmen. Zerstört man durch Abtragung oder Unterschneidung die Zellschicht des Hyperstriatums, so findet man deutliche Schwärzung nur bis zum Anfang der Querfaserung, bis zu der Stelle, wo sich die Zellen des Epistriatums in die Querfaserung hinein erstrecken (s. Taf. V, Fig. 2). Es ist daher anzunehmen, daß die zentrifugalen Züge des Hyperstriatums in dem inneren Teile des Ganglions enden bzw. eine Unterbrechung erfahren. Dagegen sind die aus dem Mesostriatum, besonders aus dem vorderen Teile (Kopf) stammenden Fasern mittels der Marchi-Methode über diese Stelle hinaus in der Querfaserung zu verfolgen, woselbst sie die am meisten dorsalwärts gelegenen Züge bilden; sie kreuzen in der Querfaserung und verlaufen weiter im »motorischen Felde« kaudalwärts; ein kleiner Faseranteil steigt wohl auch ungekreuzt herab.

3. Es ist wahrscheinlich, daß Fasern aus dem Stirnteil, ohne erst im Epistriatum eine Unterbrechung zu erfahren, sich direkt der Querfaserung anschließen, um alsdann, sei es nach vorheriger Kreuzung mit den gleichen Fasern der Gegenseite oder ungekreuzt, kaudalwärts zu verlaufen. Für diesen Verlauf sprechen die Degenerationsresultate, denn nach Verletzung des Stirnteils kann man schwarze Schollen in den dorsalsten Zügen der Querfaserung beobachten, auch wenn das Mesostriatum bei der Operation unverletzt geblieben ist.

4. Schließlich treffen wir in der Querfaserung die Gesamtheit der Züge, welche aus dem Epistriatum hervorgehen und, nachdem sie eine Strecke in querer Richtung verlaufen sind, kaudalwärts sich wenden. Es gehören in diesen Bereich wahrscheinlich Nervenbahnen mit ganz verschiedener Funktion. Schon die verschiedene Struktur des Epistriatums in seinen verschiedenen Abschnitten spricht dafür; ferner lassen sich die Bahnen, wenn sie auch kaudalwärts in einem einheitlichen Felde verlaufen, bis zu verschiedenen Endpunkten verfolgen, ein Teil bis zum Thalamus und zum Mittelhirn, ein großer Teil weiter bis in die Medulla oblongata. Auch die physiologischen Ergebnisse erfordern, worauf ich schon oben hingewiesen habe, das Vorhandensein derartig verschiedener vom Epistriatum ausgehender Bahnen. Aus den hinteren Teilen des Epistriatums hervorgehende Nervenzüge verlaufen in dem ventralsten Teile der Querfaserung, biegen dann, auf der gleichen Seite bleibend, nach unten hin um und endigen wahrscheinlich in einem Ganglion des Thalamus, das lateralwärts und etwas dorsal vom »motorischen Felde« gelegen ist. Dieser Zug zeigt kurze Zeit nach der Exstirpation des Epistriatums nur eine schwache Degeneration, und dieser Umstand im Verein mit den physiologischen Resultaten läßt diesen Zug als Großhirnsehbahn erscheinen. Er entspricht wohl dem Tractus occipito-mesencephalicus Edingers; doch möchte ich denselben nach meinen Ergebnissen als Tractus thalamo-epistriaticus bezeichnen. Edingers Annahme, daß derselbe in der »Rinde« endigt, ist unzutreffend. Eine derartige Endigung ist, da der betreffende Abschnitt des Großhirns, wo wir den Zug endigen sehen, vom Ventrikel überlagert ist, anatomisch unmöglich; die verschiedenen Abbildungen (s. z. B. Taf. II Fig. 1 und Taf. VI) lassen darüber keinen Zweifel. Überdies werden die mit dem Epistriatum zusammenhängenden Nervenfasern wohl sämtlich im Ganglion unterbrochen.

Aber wenn selbst einige Fasern durch das Ganglion hindurchgehen sollten, so könnten diese das Pallium nicht erreichen, welches hier übrigens aller Charakteristika einer »Rinde« entbehrt. Weder gelang es, in den nach Weigert gefärbten Präparaten durch das Ganglion durchgehende Fasern aufzufinden, noch kam es nach oberflächlicher Verletzung der das Epistriatum umgebenden Partie zu einer deutlichen Schwärzung in den aus dem Ganglion austretenden Querfaserzügen. Zentrifugale Fasern, die aus dem Epistriatum hervorgehen und dazu dienen, die im Epistriatum umgesetzten sensorischen Reize des Gesichts- und vielleicht des Gehörsinnes abwärts zu leiten, verlaufen zunächst in der Querfaserung, biegen dann auf derselben Seite oder zumeist erst auf der Gegenseite nach abwärts um und lassen sich dann im »motorischen Felde« über den Thalamus und das Mittelhirn hinaus bis in die Medulla oblongata, und zwar bis in die distalsten Partien derselben, kaudalwärts verfolgen.

So enthält denn die Querfaserung, um es kurz zu rekapitulieren, außer den Kommissurenfasern Züge aus dem Epistriatum, aus dem Meso- und Hyperstriatum sowie aus dem Stirnteile. Ein Teil der Züge des Epistriatums hat zentripetalen Verlauf und gehört den Sinnesnerven an; die übrigen Epistriatumzüge sowie alle anderen Züge der Querfaserung, die kaudalwärts verlaufen, tragen zentrifugalen Charakter. Die zentripetalen Züge nehmen dabei mehr den ventralen, die zentrifugalen den dorsalen Teil der Querfaserung ein. Ganz vorn in der Querfaserung liegt die Commissura inter-mesostriatica; dahinter die Commissura inter-epistriatica. In einem besonderen, einheitlichen, dorsal gelegenen Felde, das man auf den Frontalschnitten gut verfolgen kann, verlaufen sämtliche Züge der Querfaserung kaudalwärts. Ein Teil der Züge läßt sich nur bis zum Thalamus bzw. Mittelhirn verfolgen; es sind das, wie ich oben hervorhob, wahrscheinlich die sensorischen Züge, die vornehmlich der Sehbahn angehören; die Mehrzahl der Fasern zieht weiter kaudalwärts und findet erst in der Medulla oblongata ihr Ende.

2. Schrägfaserung.

Wenden wir uns jetzt zur Schrägfaserung, so ist hier zunächst hervorzuheben, daß die Degenerationsversuche in Übereinstimmung mit den physiologischen Ergebnissen zu der Auffassung geführt haben, daß die meisten der dieser Faserung angehörigen Züge einen zentripetalen Verlauf besitzen. Ein Teil der Züge endigt im Mesostriatum, ein anderer im Hyperstriatum, wohin die Fasern teils durch das Ektostriatum, teils ohne dessen Vermittelung gelangen; ein fernerer Faseranteil läßt sich in die Unterwulstregion verfolgen. Das Ursprungsgebiet der meisten dieser Fasern dürfte in den Thalamuskernen zu suchen sein. Wenn wir die Faserzüge, welche sich gut aus der Schrägfaserung absondern lassen, hier zusammenstellen, so wären erstens die Züge zu erwähnen, welche den Kopf des Mesostriatums (*t*) durchqueren (Taf. III Fig. 3), die Fasermassen (*p*) an der Grenze des Mesostriatums durchbrechen und alsdann durch das Striatum parietale (*s*) in das Hyperstriatum (*a*) und in die Unterwulstregion (*h*), besonders in deren vorderste Partie, gelangen, wo sie in dem dort befindlichen Netze von Nervenfasern endigen und zu den Fasernetzen des Wulstes in Beziehung treten. An der Grenze des Mesostriatums, dort, wo sie dasselbe durchbrechen, zeigen die Nervenfasern einen geschlängelten Verlauf. Zweitens gehören der Schrägfaserung Züge an, welche durch das Mesostriatum hindurch in das Ektostriatum eintreten, um entweder hier zu endigen oder weiter von hier aus das Hyperstriatum zu erreichen. Drittens ist ein charakteristischer Faserzug hier anzureihen, der am Boden des Mesostriatums verläuft. Derselbe durchbricht das Mesostriatum in seiner vordersten Partie und gelangt dann zum Stirnteile des Großhirns, wo er unmittelbar nach innen von dem

Assoziationszuge, der den Stirnteil mit dem Epistriatum verbindet, gelegen ist. Besonders in den Horizontalschnitten Taf. V Fig. 1 und Taf. VI tritt diese Lagebeziehung sehr deutlich hervor. Kaudalwärts ist der Zug als ventrales Bündel durch Thalamus und Mittelhirn bis in die Medulla oblongata zu verfolgen. Da der Verlauf des wahrscheinlich zentripetalen Zuges von mir nur auf dem Wege der retrograden Degeneration ermittelt werden konnte, so sind die letzten Endigungen bisher nicht mit Sicherheit anzugeben. Im Mittelhirn gehen die Fasern beider Seiten eine Kreuzung ein.

Wahrscheinlich entspricht dieser Zug dem Tractus quinto-frontalis Edingers; doch endigen die Fasern unseres Bündels nicht, wie es Edinger von seinem Bündel beschreibt, im Mesostriatum, sondern außerhalb desselben im Stirnteile, wie aus den genannten Abbildungen klar zu ersehen ist. Ferner hat Edinger in seiner Abbildung eines Frontalschnittes durch das Großhirn eines Papageis (Taf. V, a. a. O.) bestimmte quergetroffene Bündel als Tractus quinto-frontalis bezeichnet, welche unserem Tractus cortico-septo-spinalis angehören. Letzterer Zug bildet nach unserer Untersuchung im Thalamus und Mittelhirn usw. das ventralste Bündel der aus dem Großhirn stammenden Faserung.

Weiterhin gehören zur Schrägfaserung aus dem Mesostriatum stammende Nervenfasern, welche mit dem Nucleus rotundus Thalami in Verbindung stehen. Nach Verletzung des Mesostriatums gehen in diesem großen Kern die Ganglienzellen zugrunde; außerdem zeigen die aus dem Kerne nach dem Großhirn hin ausstrahlenden Nervenfasern, allerdings erst Monate nach der Verletzung des Mesostriatums, deutliche Schwärzung. Aber auch viele andere Ganglien des Thalamus nehmen an der Schädigung deutlichen Anteil. Die Veränderungen in den Thalamuskernen finden sich immer auf der Seite der Exstirpation, da die zentripetalen Faserzüge, um die es sich ja nach unserer Auffassung handelt, bis zu dem Thalamus ungekreuzt verlaufen. Schon einige Wochen nach der Operation des Mesostriatums erkennen wir mit Hilfe der Nißlschen Färbung zunächst die bekannten Veränderungen in den Ganglienzellen, hauptsächlich im Nucleus rotundus (Verschwommensein der Nißlschen Granula u. dgl.). Schon nach einer verhältnismäßig geringen Verletzung des vorderen Teiles des Mesostriatums konnten wir nach dem Verlaufe von sechs Wochen einen Zelluntergang im Nucleus rotundus konstatieren. Tötet man die Tiere aber erst mehrere Monate nach der einseitigen schweren Schädigung des Mesostriatums, so findet man ebenso wie in anderen Ganglien des Thalamus auch im Nucleus rotundus derselben Seite fast keine normale Zelle mehr. Ob auch eine Schädigung des Ektostriatums eine Veränderung der Ganglienzellen im Thalamus speziell im Nucleus rotundus zur Folge hat, will ich vorläufig dahingestellt sein lassen; jedenfalls erreicht sie nicht den Umfang der vom Mesostriatum abhängigen Veränderungen. Ein Untergang von Zellen ließ sich ferner entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Umfange nach Verletzung des Schläfenteils und des Hyperstriatums beobachten, selbst wenn das letztere große Ganglion in erheblicher Ausdehnung geschädigt wurde. —

Werfen wir jetzt noch einen kurzen Überblick über den weiteren Verlauf der Großhirnbahnen in den unteren Gehirnteilen. Wohl voneinander abgegrenzt treffen wir in den Frontalschnitten des Thalamus zwischen den zahlreichen Ganglien eine große Zahl quer oder schräg getroffener Nervenbündel, die den Großhirnbahnen angehören. Die mehr ventral gelegenen Züge des Thalamus entsprechen im wesentlichen mehr dem vorderen, die dorsaleren Züge mehr dem hinteren Bereiche des Großhirns. Wie die zentripetalen und zentrifugalen Bahnen im Großhirn wahrscheinlich ganz gesondert verlaufen, so nehmen sie auch in den unteren Gehirnteilen besondere Felder ein. Der Thalamus ist nach meinen

Untersuchungen nur durch zentripetale Bahnen mit dem Großhirn verbunden, während die zentrifugalen Bahnen des Großhirns wahrscheinlich sämtlich ohne Unterbrechung über den Thalamus hinausziehen; jedenfalls nehmen mehrere große Thalamusganglien, wie der Nucleus rotundus, keine zentrifugalen Bündel auf. Über die Kreuzung der Großhirnbahnen ließ sich im allgemeinen folgendes feststellen: die meisten zentrifugalen Züge des Großhirns kreuzen in der »Querfaserung«, während die Kreuzung der zentripetalen Züge ausschließlich in den unteren Gehirnteilen (unterhalb des Thalamus) stattfindet.

Unter den »Feldern« des Thalamus ist vor allem das Feld zu nennen, welches alle kaudalwärts verlaufenden Bündel der Querfaserung in sich schließt, aus ziemlich starken Fasern besteht und in deutlicher Abgrenzung dorsomedial im Thalamus gelegen ist. Dieses Feld enthält erstens die zentripetalen Bahnen der Querfaserung, d. h. die Bahnen der Sinnesnerven, soweit sie mit dem Großhirn (Epistriatum) in Verbindung stehen (jedenfalls die Bahn des Gesichtssinnes, vielleicht auch die des Gehörsinnes); zweitens sämtliche zentrifugale Bahnen des Großhirns (mit Ausnahme der im Septum abwärts verlaufenden zentrifugalen Wulstbahnen). Die zentrifugalen Züge haben in dem Felde eine mehr ventrale Lage inne, während die zentripetalen Bündel mehr dorsal- und lateralwärts gelegen sind. Ein kleiner Teil der zentrifugalen Fasern erstreckt sich, wie die Frontalschnitte zeigen, von dem Felde aus in Form eines schmalen nach außen konvexen Halbkreises (von quer getroffenen Fasern) ventralwärts bis zu dem Felde der langen Bahnen der Schrägfaserung. Bei der Degeneration der gesamten Querfaserung trifft man diesen Halbkreis voll schwarzer Körner.

Ein großer Teil der Bündel der Querfaserung ist als »motorisches Feld« über den Thalamus hinaus bis in die distalsten Teile des Mittelhirns und noch weiter bis in die Medulla oblongata in den Marchipräparaten zu verfolgen. Je mehr sich das »motorische Feld« den tieferen Teilen nähert, um so mehr rückt es lateralwärts, während es seine dorsale Lage unverändert beibehält. Der Teil der Querfaserungszüge, welcher schon im Thalamus bzw. im proximalen Teil des Mittelhirns endigt, gehört wahrscheinlich den oben genannten sensorischen Zügen (Sehbahn) an.

Die übrigen quer und schräg getroffenen Großhirnbahnen im Thalamus entstammen der Schrägfaserung des Großhirns. Der größere Teil der Faserung geht aus den dorsal gelegenen Thalamusganglien hervor; es sind das die »kurzen« zentripetalen Bahnen, welche mit dem Mesostriatum, dem Ektostriatum, dem Hyperstriatum und der Unterwulstregion in Verbindung stehen. Den kleineren Teil der Züge der Schrägfaserung, die »langen« zentripetalen Bahnen, kann man kaudalwärts über den Thalamus hinaus bis ins Mittelhirn bzw. bis in die Medulla oblongata (mittels retrograder Degeneration) verfolgen. Zu den langen Bahnen gehört insbesondere der oben (S. 26 u.) erwähnte ziemlich starke Zug, welcher schräg durch das Mesostriatum bis zu den vordersten Partien des Stirnteils heraufsteigt. Im Gegensatze zu den kurzen Bahnen sind diese langen zentripetalen Bahnen im Thalamus ventral gelegen.

II. Physiologischer Teil.

1. Allgemeines.

Wenn wir die physiologische Literatur, die das Großhirn der Vögel betrifft, überblicken, so finden wir hauptsächlich Arbeiten, die sich mit der Bedeutung des Großhirns für das Sehen beschäftigen; insbesondere wandte man sich der Entscheidung der Frage zu, ob die Vögel auch ohne Großhirn Gesichtsempfindungen haben. Systematische Untersuchungen, welche die genauere Lokalisation verschiedener Funktionen im Großhirn behandeln, wie sie bei den Säugern so zahlreich vorliegen, fehlen bei den Vögeln vollständig. Schrader, in dessen Arbeiten wir die physiologische Literatur über das Großhirn der Vögel zusammengestellt finden, hat zwar selbst Teilexstirpationen bei manchen Vogelarten ausgeführt, ist jedoch, wohl weil er die anatomischen Verhältnisse nicht genügend berücksichtigte, zu positiven Resultaten in der Lokalisationsfrage nicht gelangt; ihm erschien das Großhirn der Vögel als einheitlich in seinen Funktionen. »Wo ein Unterschied«, sagt er, »in dem Erfolge einer Exstirpation in dem vorderen und in dem hinteren Teile der Hemisphäre hervortrat, mußte der Grund mit großer Wahrscheinlichkeit darin gesucht werden, daß in dem Stirnhirn die Stammstrahlung des Großhirnstieles direkt mitgetroffen wird, während der Hinterhauptsteil frei überhängt und hier nicht der Stamm, sondern nur die weitere Verzweigung des Pedunculus abgetragen wird.« »Danach scheint beim Hunde und Affen mehr als bei den Vögeln eine gewisse Funktionstrennung im Großhirn hervorzutreten.« Sonst begegnet man nur vereinzelten Angaben, welche die Lokalisation betreffen. So hält Edinger auf Grund von Analogieschlüssen den Tractus occipito-mesencephalicus für die Sehbahn und glaubt an den Rindenursprung dieses Bündels. Nach ihm findet sich bei den Vögeln die erste richtige Hinterhauptsrinde nebst Sehstrahlung.

Speziell über die Papageien liegt nur eine kurze Mitteilung von Couty[1] vor, welche die einzigen physiologischen Angaben über diese Vögel enthält. Couty konstatierte nach einer Läsion des vorderen Teiles einer Hemisphäre eine fast vollständige Lähmung des der Läsionsstelle entgegengesetzten Fußes; das Bein hing herunter ohne Bewegung; die Zehen waren eingeschlagen, während sich der Papagei mit der anderen Pfote hielt. Berührte man den Fuß, so gab er keinen Reflex; nur nach sehr heftigem Druck auf den Fuß gab der Papagei Zeichen des Schmerzes von sich. Es handelte sich danach neben dem fast vollständigen Verluste der Motilität um den Verlust bzw. um die Herabsetzung der Sensibilität. Das gegenseitige Auge war fast völlig blind. Die Flügel erschienen intakt. — Auch die Rindenerregbarkeit für den elektrischen Strom untersuchte Couty; er eröffnete den Schädel von Papageien in ziemlich großer Ausdehnung, und obwohl diese Operation leicht

[1] Couty, Sur la zone motrice du cerveau des perroquets. Comptes rendues des séances et Mémoires de la Société de Biologie. 4. Sér. 7. 1882. Bd. 34.

den Tod nach sich zog, überzeugte er sich doch, daß ungefähr zwei Drittel der oberen und äußeren Oberfläche erregbar waren. Flügel und Schwanz blieben immer unbeweglich; die Bewegungen des Fußes waren dagegen beinahe konstant; häufig traten Bewegungen auf beiden Seiten ein. Couty meint, daß die Papageien mit ihren lebhaften zerebro-muskulären Reaktionen sich darin dem Menschen nähern; selbst der Affe erscheine nicht reizbarer.

Sonst wurden die meisten Versuche an Tauben ausgeführt; doch eignen sich dieselben nach meinen Erfahrungen sehr wenig für die physiologische Untersuchung des Großhirns, ebenso, wie sie als Ausgangspunkt der anatomischen Forschung des Großhirns anderen Vögeln nachstehen. Erstens ist die elektrische Reizung der Großhirnoberfläche bei den Tauben schwer auszuführen, da überaus leicht Blutungen beim Abziehen der Dura entstehen, die nur mit Mühe gestillt werden können. Zweitens ziehen geringfügige Exstirpationen der Oberfläche oft Erweichungen in den tieferen Schichten des Gehirns nach sich, so daß die nach den Operationen eintretenden Störungen nicht der beabsichtigten Schädigung entsprechen. Endlich sind die Tauben schwerer wie viele andere Vögel zu beobachten und zu untersuchen.

Wenn mich auch bei den Papageien das Sprechen und die Lokalisation desselben zunächst interessierten, so überzeugte ich mich bald, daß dieselben sich auch in anderen Richtungen zum Studium des Großhirns besonders eigneten. Ihr Gefühl ist ein außerordentlich feines; sie reagieren deutlich bei den zartesten Berührungen; sie gebrauchen in geschicktester Weise den Fuß als Hand, so daß sich etwaige Bewegungsstörungen alsbald erkennen und analysieren lassen. Ihre psychischen Eigenschaften (Teilnahme, Aufmerksamkeit, Mißgunst, Neid, Freude u. a.), ihr Gedächtnis, ferner die Schnelligkeit, mit der sie sich abrichten lassen, erleichtern sehr die Untersuchung und Beobachtung und stellen sie als Versuchstiere den Affen gleich. Dazu sind sie leicht zu halten und im Gegensatze zu manchen anderen Vögeln, die, trotz ihrer Häufigkeit in der Natur, nur schwer im Handel zu haben sind, ohne Mühe in beliebiger Anzahl zu erwerben. Das Gehirn ist groß; die einzelnen Faserzüge gut differenziert; die verschiedenen Abschnitte leicht voneinander zu trennen. Die Exstirpationen selbst sind, wenn man einzelne Punkte, auf die ich noch zurückkomme, beachtet, ohne Schwierigkeit ausführbar.

Wenn ich auf die Art der von mir verwendeten Papageien mit einigen Worten eingehe, so habe ich Sittiche (Palaeornis) und graue Papageien (Psittacus) nur ausnahmsweise für die Operationen benutzt. Gute ältere graue Vögel stehen im Preise zu hoch, während die jüngeren Graupapageien nicht genügend widerstandsfähig und ausdauernd sind. — Zumeist standen mir die grünen Amazonenpapageien (Androglossa), unter ihnen verschiedene Spielarten, und Kakadus (Plissolophus) (meist große Gelbhaubenkakadus) zur Verfügung. Es stellte sich bald als wünschenswert heraus, unter diesen Papageien für die verschiedenen in Betracht kommenden Operationen die geeigneten Tiere auszusuchen. Nicht nur erforderten die Sprechversuche eine vorsichtige Auswahl; auch für die Lösung anderer Fragen konnte die passende Wahl der Versuchstiere die Untersuchung sehr fördern. Um einige Beispiele zu nennen, so waren für die Sehversuche die grünen Papageien geeigneter als die Kakadus, da sie lebhaft und unermüdlich auf jeden Gesichtseindruck antworten, mochte man auch noch sooft die Sehprüfungen bei ihnen vornehmen, während die Kakadus, namentlich die älteren Tiere, welche in ihrer Ruhe und Bedächtigkeit den Schimpansen gleichen, oft nur träge und langsam reagieren. Zur Prüfung der Sensibilität ließen sich am besten die Tiere verwenden, welche nach der berührten Stelle am Flügel oder Fuße sofort mit dem Schnabel griffen und so die Empfindungen lokalisierten. Die Tiere, welche, wenn man sich ihnen näherte, scheu

die Stange verlassen und rastlos im Käfig herumklettern, waren besonders für die Sehversuche ungeeignet.

Während die vollständige Exstirpation einer oder beider Großhirnhemisphären von Tauben, Bussarden und anderen Vögeln leichter vertragen wird, stoßen diese Totalexstirpationen bei Papageien auf außerordentliche Schwierigkeiten; länger als fünf Tage konnte ich Papageien nach vollständiger Exstirpation einer Hemisphäre nicht am Leben erhalten. Wenn auch die wiederholte Ausführung dieser Versuche das eine oder das andere Mal zu besseren Erfolgen führen könnte, so ist doch das Tiermaterial zu kostbar, um die häufige Wiederholung zu gestatten. Dazu bietet die vollständige Exstirpation einer Hemisphäre keinen Vorteil vor den Teilexstirpationen, zu welchen ich mich alsbald wandte. Man kann auf Grund genauer anatomisch-topographischer Erfahrungen die wesentlichsten Nervenbahnen und Ganglien durch nicht allzu eingreifende Operationen funktionsunfähig machen, so daß die Exstirpation der Ausschaltung einer Hemisphäre fast gleichkommt. Überdies war es mir mehr darum zu tun, die Funktionen einzelner Abschnitte und Faserzüge für sich zu untersuchen. — Nachdem es sich dabei herausgestellt hatte, daß die oberflächlichen Exstirpationen nur geringe und nicht dauernde Folgeerscheinungen herbeiführen, ging ich dazu über, die Funktionen der mehr in der Tiefe gelegenen großen Ganglien zu erforschen. Die tieferen Exstirpationen waren schwierig, da die verschiedenen Ganglien und Großhirnabschnitte, wie die Abbildungen ohne weiteres zeigen, dicht nebeneinander gelegen sind, so daß z. B. die Verletzung des Epistriatums und noch mehr die vollständige Exstirpation dieses Ganglions nicht gelingen kann ohne gleichzeitige Schädigung des Mesostriatums. Ferner mußte, da an der äußeren Oberfläche des Großhirns solche Orientierungspunkte, wie wir sie in den Windungen und Furchen bei den Säugern besitzen, fast ganz fehlen, in jedem einzelnen Falle nach der Sektion des Tieres durch die anatomische Untersuchung (Zerlegung des Gehirns in Serienschnitte) der Umfang der vorgenommenen Exstirpation genau festgestellt werden. Zeigte es sich dabei auch öfter, daß die Operation nicht in der beabsichtigten Weise geglückt war, so war doch jeder Versuch für die weiteren Untersuchungen zu verwerten.

Vor der Operation wurde das Verhalten des normalen Tieres durch eine längere Beobachtungsdauer eingehend geprüft. Über die Ausführung der Operation selbst, die bei allen Versuchen in ähnlicher Weise vor sich ging, mögen hier einige Bemerkungen folgen: die Tiere wurden mit Äther betäubt; da dieselben wenig Äther vertragen, so daß sie schon nach wenigen Atemzügen in die Betäubung verfallen, so war große Vorsicht bei der Narkose nötig. Nach der Betäubung — so lange wurden sie nur mit der Hand gehalten — erfolgte ihre Einwicklung in ein Handtuch, so daß sie Flügel und Beine nicht mehr bewegen konnten und nur der Kopf frei blieb. Durch einen Sagittalschnitt wurde die von den Federn befreite Kopfhaut gespalten, und zwar nicht in der Mitte, sondern mehr seitlich, um die andere Seite für eine zweite Operation frei zu halten. Der Schädel wurde jetzt trepaniert und von der trepanierten Stelle aus in genügender Ausdehnung mittels einer Knochenzange weiter eröffnet. Es folgte die Spaltung und Zurückschlagung der Dura, was ohne Schwierigkeiten und meist ohne Blutung gelingt; nur ganz vorn entsteht dabei leicht eine stärkere Blutung, die durch Tamponade zu stillen ist. Die zu exstirpierenden Stellen wurden entweder vollständig mit einem schmalen Messer herausgeschnitten oder zunächst nur oberflächlich mit dem Messer abgetrennt und alsdann mit einem stumpfen Messerstiele herausgehoben. Besonders wenn die Exstirpation tiefere Teile betraf, waren die Blutungen manchmal sehr stark, und schwer, wenn überhaupt, zu stillen. An einzelnen Stellen jedoch, wie am Schläfenteile, fehlte die Blutung mitunter so vollständig, daß es nötig war, eine kleine Blutung

künstlich herbeizuführen, um das durch die Exstirpation entstandene Loch mit Blutkoagulum auszufüllen, nachdem ich es erlebt hatte, daß in einem solchen Falle infolge negativen Druckes eine starke Hyperämie des Gehirns eintrat, die zum Tode führte. Die größeren Venenäste, besonders die Hauptvene selbst (Vena cerebralis ant.), welche von vorn nach hinten über die Konvexität verläuft, wurden nach Möglichkeit vermieden, schon um die durch ihre Verletzung entstehenden Zirkulationsstörungen hintanzuhalten; im übrigen ließ sich auch die Blutung aus der großen Vene, welche ich bei meinen ersten Versuchen öfter verletzte, durch Kompression stillen. Nach der Exstirpation und eventuellen Stillung der Blutung wurde die gespaltene Haut über der Schädellücke durch eine fortlaufende Naht wieder vereinigt, nachdem die zurückgeschlagene Dura soweit wie möglich zur Bedeckung des Gehirns verwandt worden war.

Was die Prognose der Operationen, die ich ausführte, betrifft, so hängt der Verlauf nach der Operation wesentlich von der Stelle der Exstirpation ab. Während bei manchen Exstirpationen man unbedingt auf einen glücklichen Ausgang hoffen durfte, waren die Chancen nach anderen Eingriffen äußerst zweifelhaft. Entzündungen treten selten ein; eine Eiterung habe ich nur einmal beobachtet. Die Munterkeit und Lebhaftigkeit der Tiere am ersten Tage nach der Operation und am Operationstage selbst war noch kein Kriterium für den günstigen Verlauf. Öfter waren es gerade die Tiere, die anfangs den besten Eindruck gemacht hatten, bei welchen in den folgenden Tagen starke Lähmungserscheinungen auftraten, die schnell zum Tode führten. Im Gegensatze dazu sah man öfter Tiere sich in erstaunlicher Weise erholen, die gleich nach der Operation einen sehr schlechten, fast desolaten Eindruck gemacht hatten. Es ist mir wahrscheinlich, daß die Tiere, welche alsbald nach der Operation lebhaft im Käfige herumklettern, dadurch leicht eine Schädigung an dem knochenentblößten, freiliegenden Gehirn davontragen, die ihnen verderblich wird. Hatten die Papageien den **vierten** Tag nach der Operation glücklich überstanden, so war meist eine Gefahr für das Leben der Tiere nicht mehr vorhanden, vorausgesetzt, daß dieselben bis dahin wieder angefangen hatten zu fressen. Trat im Verlaufe der ersten Tage nach der Operation eine wenn auch nur geringe Verschlechterung in der gegenseitigen Körperhälfte ein, nahm etwa eine schon bestehende Lähmung im Beine noch zu oder wurde das Sehen auf dem Auge schlechter, so war das von ominöser Bedeutung; die weitere Zunahme der Lähmung und der Tod waren mit Wahrscheinlichkeit zu erwarten. Von schlimmer Vorbedeutung war ein kurzer, klagender Laut, welchen das Tier ausstieß, wenn man in seine Nähe kam. Ein weiteres schlechtes Zeichen war auch die Haltung des Kopfes nach hinten, welches häufig mit dem eben erwähnten Schrei des Tieres zusammenfiel. In diesen Fällen war ein Erweichungsprozeß im Innern des Gehirns, im Mesostriatum, entstanden, der schnell Fortschritte machte und die ungünstigen Symptome hervorrief. So war die Verletzung des Kopfes des Mesostriatums die Operation, welche die zweifelhafteste Prognose gab, da sie am leichtesten den letalen Ausgang herbeiführte. Einen derartigen fortschreitenden Prozeß habe ich in anderen Gehirnteilen nicht beobachtet. Eine zweifelhafte, oft schlechte Prognose gaben ferner die doppelseitigen Exstirpationen, in deren Gefolge Freßstörungen auftraten. Trotz künstlicher Nahrungszufuhr, die in täglich mehrmaliger Darreichung von Milch bestand, gingen diese Tiere, welche normale Entleerungen hatten, häufig in der zweiten Woche nach der Operation zugrunde; wohl nicht allein infolge der mangelnden Nahrungsaufnahme, denn ich habe mich durch Versuche überzeugt, daß man Papageien auch ohne Nahrungszufuhr längere Zeit am Leben erhalten kann.

Bei manchen Papageien führte ich in mehrwöchigen Zwischenräumen bis zu vier Großhirnoperationen aus, welche die Tiere gut vertrugen. Zwischen den einzelnen Operationen

lag ein Zeitraum von mindestens drei bis vier Wochen, in welcher Zeit sich die Tiere gewöhnlich vollständig erholten.

War durch eine umfassende Operation eine Großhirnhemisphäre stark geschädigt, so riefen schon kleinere Verletzungen der normalen Hemisphäre schwere allgemeine Störungen hervor; doch war es gerade in diesen Fällen, in welchen die andere Hemisphäre nicht mehr vikariierend eintreten und etwaige Störungen verdecken konnte, manchmal möglich, sichere lokalisatorische Abgrenzungen vorzunehmen.

Der Tod der Tiere erfolgte häufig unter Krämpfen, die den ganzen Körper ergriffen; der Kopf war stark nach hinten gezogen (Opisthotonus), besonders bei den Tieren, die bei gleichzeitigen Freßstörungen zugrunde gingen.

Die Untersuchung der operierten Tiere wurde unmittelbar nach der Operation begonnen, sobald sich dieselben von der Narkose erholt hatten, da ich die Erfahrung gemacht habe, daß alsbald nach der Operation sich öfter ein geringeres Maß von Störungen zeigte, als in den darauf folgenden Tagen.

Die im Anschluß an die Exstirpationen entstandenen Störungen gingen entweder vollständig zurück; es kam zu einer völligen Restitution, oder aber die anfänglichen Störungen glichen sich nur teilweise aus, und gewisse Ausfallserscheinungen blieben bestehen. Immer waren jedoch die ursprünglichen Störungen sehr viel bedeutender als späterhin. Die Frage nach der Ursache der Besserungen bzw. vollkommenen Restitutionen hat von jeher bei den Exstirpationen am Säugergehirn eine wesentliche Rolle gespielt, und ich möchte dieser Frage auf Grund meiner Erfahrungen am Papageigehirn schon jetzt vor der Schilderung der einzelnen Operationen hier näher treten, da dieser Punkt mich bei allen Funktionen, wegen deren ich Exstirpationen ausgeführt habe, gleichmäßig beschäftigt hat.

Unter den Störungen, welche sich ausgleichen, möchte ich zunächst die indirekten Störungen besprechen, da dieselben besonders nach umfangreichen Exstirpationen in einer Hemisphäre anfangs das Symptomenbild beherrschen. Es handelt sich dabei um Störungen, die nicht direkt von der exstirpierten Partie, sondern von der gleichzeitigen Schädigung benachbarter und besonders tiefer gelegener Teile abhängig sind. Es konnten die der Exstirpationsstelle benachbarten Teile durch Zirkulationsstörungen mitgeschädigt werden. Diese Schädigung war mittels der Marchischen Degenerationsmethode an dem Auftreten schwarzer Punkte und Schollen in der Umgebung des Operationsgebietes zu erkennen. Mit der allmählichen Wiederkehr der normalen Zirkulation gingen diese Störungen zurück. Von weit größerer Bedeutung jedoch für die Restitutionserscheinungen sind die **»nervösen Fernwirkungen«**, welche sich im Anschluß an die Exstirpationen in den tiefer gelegenen Hirnteilen geltend machen, um allmählich wieder zu verschwinden. Wenn nach tief eingreifenden Operationen im Bereich einer Hemisphäre man die Funktion kaudalerer Gehirnteile für einige Zeit aufgehoben oder schwer geschädigt sieht, so erkennt man, daß es sich nicht um wirkliche Ausfallserscheinungen handelt; erstens daran, daß die erheblichen Störungen in der gegenseitigen Körperhälfte sich schnell mehr oder minder wieder ausgleichen, ohne daß etwa für die gesamte Besserung die normale Hemisphäre in Anspruch genommen werden könnte. Zweitens rufen sehr große Exstirpationen, gleichviel wo sie stattfinden, im Anfang dieselben oder ganz ähnliche schwere Störungen hervor, die entweder ganz oder zum großen Teile zurückgehen. Drittens: Funktionen, welche, wie die Untersuchung ergab,

sicher als Mittelhirnfunktionen anzusehen sind, wie die Akkomodation, waren unmittelbar nach ausgedehnteren Operationen nicht auszulösen und erst wieder nach einigen Tagen nachzuweisen. Nahm man viertens die Exstirpation eines größeren Gehirnteiles zu verschiedenen Zeiten bei demselben Tiere vor, oder exstirpierte man einzelne Teile dieses größeren Stückes bei verschiedenen Tieren, so traten entweder gar keine Störungen auf, oder dieselben waren im Vergleiche zu den Folgen der Exstirpation des Gesamtstückes nur unbedeutend; wobei ich besonders betonen möchte, daß aus anatomischen Gründen es unwahrscheinlich ist, daß die einzelnen Teile des Gesamtstückes einander in der Funktion vertreten. Fünftens stellten sich erst nach der Verletzung des Mittelhirns selbst für die Dauer in der gegenseitigen Körperhälfte so schwere Störungen ein, wie wir sie anfangs nach vielen Großhirnexstirpationen beobachteten.

Wie leicht eine starke Schädigung einer Großhirnhemisphäre einen schwerschädigenden Einfluß auf die tieferen Hirnteile ausüben kann, ergibt die Beobachtung folgender »periodischer Gefühls- und Bewegungsstörung«, auf die ich noch bei der Erörterung der Drehstörungen zurückkomme. Ein Papagei, bei welchem der Schädel in größerer Ausdehnung geöffnet, aber nur eine geringe Exstirpation an der Konvexität einer Hemisphäre ausgeführt war, zeigte, wenn er ruhig auf der Stange saß, keine nennenswerten Störungen der Bewegung und Empfindung. War derselbe aber eine Zeitlang am Drahtkäfig, und zwar fast ausschließlich an der Decke des Käfigs herumgeklettert, so fiel sofort die vollständige Lähmung der gegenseitigen Körperhälfte auf; das Bein hing schlaff herab, die Sensibilität war fast aufgehoben, das Sehen fehlte auf dieser Seite, und das Tier zeigte außerdem eine der »Reitbahnbewegung« ähnliche Drehstörung nach der Seite der operierten Hemisphäre. Hatte das Tier in diesem Zustande etwa eine halbe Stunde wieder auf der Stange zugebracht, so ging die Lähmung fast ganz zurück und trat erst wieder auf, nachdem das Tier von neuem im Käfig herumgeklettert war. Dieser Versuch, welchen man beliebig oft wiederholen konnte, ließ sich nur durch die »nervösen Fernwirkungen« erklären, welche das freiliegende, beim Herumklettern gedrückte Gehirn auf die niederen Zentren ausübte.

Die Entstehung der »nervösen Fernwirkungen« erkläre ich mir folgendermaßen: Durch den plötzlichen Fortfall vieler zuführender Reize (nach größeren Exstirpationen in einer Hemisphäre) werden die tieferen Zentren (im Thalamus usw.) vorübergehend aus dem Gleichgewicht gebracht; es entsteht daselbst eine Störung der »Balance« der zugeführten und abgeleiteten Reize, und die Folge ist das vorübergehende Aufhören der Funktion der betreffenden Nervenzellengruppen. Selbst wenn die Großhirnreize, die in Wegfall kommen, nicht direkt für die tieferen Zentren notwendig sind, wenn ihre Bedeutung nur eine geringe ist, so muß doch die gestörte »Balance« der Reize erst wieder hergestellt sein, ehe die Zentren wieder in normaler Weise funktionieren. Je mehr nervöse Verbindungen durch Nervenbahnen mit den unteren Gehirnteilen bestehen, d. h. je mehr Großhirnreize durch die Exstirpation in Fortfall kommen, um so erheblicher werden auch die »vorübergehenden Fernwirkungen« und Gleichgewichtsstörungen in den tieferen Zentren sein.

Diese Auffassung, welche mir seit meinen ersten Versuchen bei den Papageien notwendig schien, fand ich in ähnlicher Weise in von Monakows Ausführungen über die »Diaschisis« wieder.

Wenn die hauptsächlich durch die »nervösen Fernwirkungen« hervorgerufenen »indirekten« Störungen zurückgegangen waren, traten die von der Exstirpationsstelle abhängigen »direkten« Störungen, die wahren Ausfallserscheinungen, zutage. Schon beim Abklingen der indirekten Störungen konnte man aus dem Vorherrschen einer bestimmten

Störung auf das bleibende Ergebnis einen gewissen Schluß ziehen, und man erhielt einen Anhaltspunkt für die dauernden Schädigungen. Doch war es möglich, daß auch jetzt eine dauernde Ausfallserscheinung nicht zu erkennen war, weil andere Teile des Gehirns für die exstirpierte Partie ersetzend eintraten und einen Ausgleich der Störungen bewirkten. Aus anatomischen Gründen ist es für mich unwahrscheinlich, daß andere Gehirnteile derselben Hemisphäre die geschädigte Funktion übernehmen können, und die physiologischen Erfahrungen haben bisher nicht die Notwendigkeit einer solchen Annahme ergeben. Dagegen lassen es die Versuche als sicher erscheinen, daß die korrespondierenden Partien der normalen Hemisphäre für die geschädigte Hemisphäre in gewissem Maße einzutreten vermögen. Die reichlich vorhandenen Kommissuren zwischen den tieferen Gehirnteilen spielen dabei wohl eine wesentliche Rolle.

Sah man schließlich nach manchen Exstirpationen überhaupt keine Störungen zurückbleiben, auch wenn das vikariierende Eintreten der zweiten Hemisphäre durch eine entsprechende Operation ausgeschlossen war, so konnte es sich darum handeln, daß die Untersuchungsmethoden nicht genügten, um etwaige vorhandene Störungen zu erkennen. Es war aber auch möglich, daß die betreffende exstirpierte Gehirnpartie nur für das Lernen von Bewegungen u. dgl. von Bedeutung war, später aber eine wesentliche Funktion nicht mehr innehatte.

2. Das Sehen der Papageien.

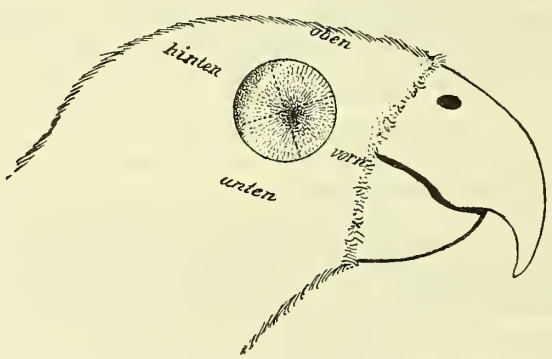
Besonders groß waren die Schwierigkeiten, einen tieferen Einblick in das Sehen der Papageien zu gewinnen. Daß Exstirpationen im Bereiche einer Hemisphäre, vornehmlich wenn sie die hinteren Partien derselben betrafen, Sehstörungen in dem gegenseitigen Auge zur Folge hatten, das war leicht zu konstatieren, und ich habe bereits bei meinen ersten Versuchen auf diesen schon von verschiedenen Autoren bei anderen Vögeln hervorgehobenen Befund hingewiesen. Die zahlreichen über das Sehen der Vögel, besonders der Tauben, vorliegenden Untersuchungen haben zu übereinstimmenden Ergebnissen nicht geführt. Nach Angabe der einen Autoren werden die Vögel vollständig blind nach Exstirpation beider Großhirnhemisphären, nach den Untersuchungen anderer Forscher bleibt ihnen der Lichtsinn ganz oder teilweise erhalten. Die Literatur über diese Exstirpationen ist vielfach, zuletzt ausführlich von Schrader zusammengestellt worden, so daß ich an dieser Stelle davon absehen kann, näher auf dieselbe einzugehen. Es handelte sich bei meinen Untersuchungen zunächst um die Entscheidung der Frage, ob, wie bei den Säugern, die Gesichtsempfindungen der Papageien an das Großhirn geknüpft sind. Weiter stellte ich mir die Aufgabe, eventuell den speziellen Teil des Großhirns, der für die Sehfunktion in Betracht kommt, zu ermitteln. Sollten die Gesichtsempfindungen auch ohne Großhirn zustande kommen, so blieb noch der Einfluß des Großhirns auf diese Funktion zu untersuchen.

Es seien hier einige Bemerkungen über das Sehen normaler Papageien vorausgeschickt, da die genaue Kenntnis desselben für die Versuche von Bedeutung sich erwies. Wie es schon bei anderen Vögeln Singer und Münzer[1] konstatierten, so konnte ich auch bei den Papageien mittels der Marchischen Degenerationsmethode nach Exstirpation eines

[1] Singer und Münzer, Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 57. 1890.

Auges die totale Kreuzung der Sehnerven feststellen. Ferner beschäftigte ich mich mit der Untersuchung der Retina, um festzustellen, ob, wie zuerst Heinrich Müller[1] bei vielen Vögeln nachweisen konnte, auch bei den Papageien zwei Foveae bzw. zwei Areae in jeder Retina vorhanden sind. Über die Retina der Papageien lag bisher keine derartige Untersuchung vor. Meine Serienschnitte durch die Retina zeigten ungefähr in der Mitte derselben eine deutlich ausgesprochene Area mit charakteristischer Fovea; weiter machte die Untersuchung das Bestehen einer Area lateralis im äußeren Quadranten der Retina wahrscheinlich; diese Area würde dem roten Flecke in der Retina der Taube entsprechen. Auch das physiologische Verhalten normaler Papageien führt darauf, in jeder Retina zwei Stellen des deutlichsten Sehens anzunehmen. Die Tiere verfügen erstens über einen binokularen Sehakt; nähern wir von vorn her einen Gegenstand der Schnabelspitze, so beobachtet man, daß beide Augen gleichzeitig nach innen gehen, und daß dabei eine starke Pupillenverengerung eintritt. Es handelt sich hier um einen Akkomodationsvorgang. Während für diesen binokularen Sehakt nur der kleinste, lateralste Teil der Retinae in Betracht kommt, dient der größte Teil der Retina einschließlich der Fovea centralis dem monokularen Sehen. Ob eine Pupillenverengerung eintritt, wenn das Bild eines Gegenstandes in diesen Teil der Retina fällt, war nicht sicher zu entscheiden; jedenfalls ist dieselbe minimal gegenüber der ausgiebigen und prompten Pupillenverengerung beim Nähern eines Gegenstandes von vorn her. Erregt irgendein Punkt die Aufmerksamkeit eines Papageis, so bemerken wir, daß derselbe zunächst binokular das betreffende Objekt ins Auge faßt, wobei es zu lebhaftem Pupillenspiele kommt, daß er dann aber plötzlich den Kopf nach der einen oder der anderen Seite herumwirft, um das Bild des Gegenstandes mit anderen Teilen seiner Retina, speziell mit der Fovea centralis zu erfassen. Während der binokulare Sehakt mit dem vorzüglich funktionierenden Akkomodationsmechanismus wohl dazu dient, die Distanz der Gegenstände festzustellen, was besonders beim Ergreifen der Nahrung, beim Zubeißen auf Kerne u. dgl. in Frage kommt, scheint das monokuläre Sehen erst die genaueren Bilder der Gegenstände zu vermitteln.

Fig. 2.



Kopf des Papageis.
Die verschiedenen Quadranten der Retina.

Es empfiehlt sich, in der Retina vier Quadranten (vgl. obige Fig.) zu unterscheiden; einen oberen, einen unteren, einen äußeren oder hinteren (lateralen) und einen inneren oder vorderen (medialen). Der Kürze wegen und im Hinblick auf die weitere Untersuchung wollen wir die Partie der Retina im hinteren Quadranten, welche beim binokularen Sehakt vom Schnabel her die Lichtstrahlen aufnimmt, als »Schnabelzone« der Retina bezeichnen und derselben die ganze übrige Retina als »Hauptteil« der Retina gegenüberstellen; auch können wir von einer Pars binocularis und einer Pars monocularis der Retina sprechen.

---

[1] Heinrich Müllers gesammelte Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, Bd. I. Herausgeg. von Otto Becker. Leipzig 1872. S. 142/3.

Die Prüfung des Gesichtsfeldes läßt sich bei den Papageien sehr genau ausführen, viel leichter und exakter wie bei anderen Vögeln. Sie wenden Kopf und Schnabel dem irgendeinem Teile ihres Gesichtsfeldes genäherten Gegenstande zu, um zuzubeißen, so daß man leicht alle Quadranten der Netzhaut auf die Gesichtswahrnehmungen prüfen und einen eventuellen Ausfall unschwer erkennen kann.

Die Prüfung selbst wurde in folgender Weise ausgeführt: Eine an einem Ende mit einem Stück Watte, Mohrrübe oder einem Sonnenblumenkern armierte Stricknadel wird dem Papagei, der auf der Stange sitzt, vorsichtig in verschiedenen Richtungen genähert, während man das Tier nach einer anderen Richtung hin ablenkt. Es ist zweckmäßig, zwei derartig armierte Stricknadeln zu gebrauchen. Während man z. B. den Papagei auf die seinem linken Auge von vorn her langsam genäherte Stricknadel zubeißen läßt, führt man vorsichtig — sagen wir von rechts hinten her — die zweite Stricknadel heran. In dem Augenblicke, wo der Papagei dieselbe bemerkt, dreht er sofort unter normalen Verhältnissen Kopf und Schnabel nach der letzeren hin, um zuzubeißen.

Betrachten wir jetzt die Reaktionen, welche bei der Gesichtsfeldprüfung uns anzeigen, daß der Papagei einen Gesichtseindruck erhalten hat. Dieselben sind verschieden, je nachdem die Gesichtsempfindung die Schnabelzone oder die übrige Retina trifft. Betrachten wir zunächst die Schnabelzone. Wir haben bereits oben erwähnt, daß in beiden Augen ein Akkomodationsvorgang mit starker Pupillenverengerung und Augenbewegung nach innen zu beobachten ist, wenn wir direkt von vorn her einen Gegenstand so nähern, daß das Bild zugleich in die äußersten Partien beider Retinae fällt. Denselben Akkomodationsvorgang können wir an jedem Auge für sich beobachten, wenn wir etwas seitlich von der Schnabelspitze den Gegenstand an das betreffende Auge heranführen. Zu diesen Bewegungen, die sich auf das Auge selbst beschränken, gesellt sich als weitere wichtige Sehreaktion die Öffnung des Schnabels, ferner eine geringe Drehung des Kopfes dem genäherten Gegenstand entgegen und schließlich das Zugreifen mit dem geöffneten Schnabel. Bewegt man von vorn her den Finger schnell gegen das Auge, so tritt Blinzeln ein. Konnte auch in der geschilderten Weise die Schnabelzone jeder Retina für sich geprüft werden, so erwies es sich doch in zweifelhaften Fällen als wünschenswert, das bessere Auge zu verschließen, um das nach der Großhirnexstirpation geschädigte Auge mit größerer Sicherheit für sich untersuchen zu können. Aber auch aus dem Grunde war dies geboten, weil das Tier sich leicht gewöhnte, nur das bessere Auge zu gebrauchen und das geschädigte vernachlässigte, so daß man häufig überrascht war, nach dem Verschließen des besseren Auges auf dem geschädigten einen größeren Lichtsinn zu finden, als man erwartet hatte. Jedoch ließ sich auch durch täglich vorgenommene Sehprüfungen das Tier daran gewöhnen, das geschädigte Auge zu gebrauchen, ohne daß das bessere Auge verschlossen war. Als eine weitere Sehreaktion, die von der Schnabelzone der Retina aus angeregt werden kann, stellt sich das Heben des einen Beines nach vorn zu dar: entweder erfolgt dies Heben des Beines zur Abwehr oder um einen dargebotenen Gegenstand zu ergreifen. Weiter wäre zu erwähnen, daß manche Papageien auf den Gesichtseindruck hin, der die Schnabelzone plötzlich trifft, erschreckt davonlaufen, während andere auch einen Schrei ausstoßen. Die Sehreaktion des Zubeißens von der Schnabelzone der Retina aus gestattet uns auch, ein Tier auf Seelenblindheit zu untersuchen. Die Tiere sind gewöhnt, nach verschiedenen Dingen mit verschiedener Energie zuzugreifen. Manche bevorzugen die Sonnenblumensamen und lassen andere ihnen dargebotene Gegenstände unberührt. Besonders energisch greifen die meisten Papageien nach den menschlichen Fingern.

Nach Betrachtung der Schnabelzone und der von derselben ausgehenden Reaktionen wenden wir uns zu den Sehreaktionen, welche von den übrigen Teilen der Retina aus hervorgerufen werden können. Da ist zuerst nochmals zu betonen, daß sich hier ein Akkommodationsvorgang nicht nachweisen läßt; auf Lichteinfall kommt es, wenn überhaupt, nur zu einer minimalen Verengerung der Pupille. Als wichtigste Sehreaktion beobachten wir, daß der Papagei, wenn ein Gesichtseindruck irgendeine Stelle der Retina außerhalb der Schnabelzone trifft, den Kopf nach der betreffenden Stelle und Richtung hinwendet, von der der Gesichtseindruck herrührt. Nähert man die armierte Stricknadel direkt von hinten — sagen wir von links hinten —, so wendet der Papagei nicht nur den Kopf nach dieser Seite, sondern dreht sich auf der Stange nach links hin um, bestrebt, auf den betreffenden Gegenstand, wenn er ihm erreichbar ist, zuzubeißen. Gleichzeitig mit den Kopfbewegungen erfolgt häufig eine geringe Augenbewegung nach hinten bzw. hinten oben oder hinten unten. Ferner beobachtet man, daß die Tiere mit dem Rumpfe nach der anderen Seite ausweichen und sich ducken, gleichzeitig aber Kopf und Schnabel dem genäherten Gegenstande zuwenden. Eine weitere Sehreaktion des »Hauptteiles« der Retina besteht in dem seitlichen Hochheben des Fußes, wenn man von vorn unten, jedoch etwas mehr seitlich, einen Finger schnell gegen das Auge des Papageis richtet. Auch Schreilaute hören wir ihn ausstoßen, wenn plötzlich ein Gesichtseindruck ihn trifft. Eine Prüfung auf Seelenblindheit ist in dem Hauptteile der Retina kaum ausführbar, da die Tiere von hier aus durch jedweden Gegenstand in gleicher Weise aufgeschreckt werden, um alsdann unverzüglich Kopf und Schnabel nach dem betreffenden Gegenstande hinzuwenden.

Die geschilderten Sehreaktionen, die uns den Nachweis gestatten, ob der Papagei in allen Teilen der Retina Gesichtsempfindungen hat, finden sich nicht in übereinstimmender Art und Weise bei allen Papageien, und es war daher notwendig, bei jedem Versuchstiere vor der Operation genau die Art festzustellen, wie es auf die Gesichtseindrücke reagierte.

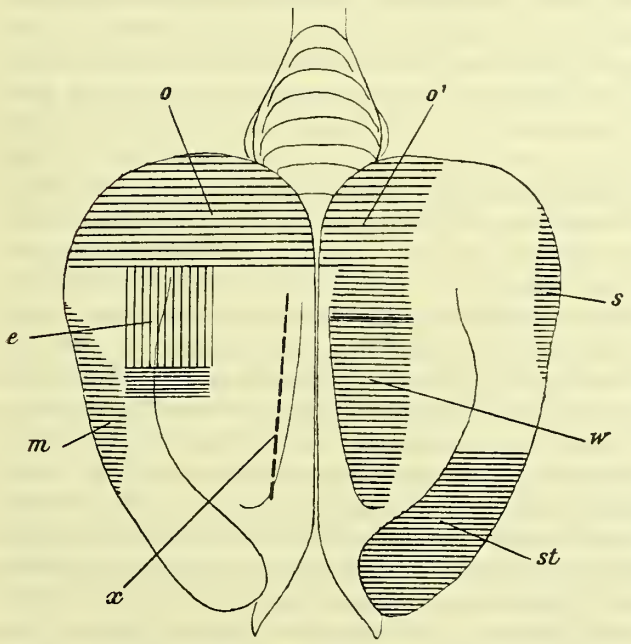
So leicht aber meist die Ermittlung gelingt, ob der Papagei in allen Teilen der Retina Gesichtsempfindungen hat, so schwierig gestaltet sich der Nachweis im Anschluß an die Operation, ob die Sehschärfe überall die normale geblieben ist, da die Tiere, die bereits in sehr großen Entfernungen Gesichtswahrnehmungen haben, doch erst in der Nähe mit den Abwehrbewegungen zu reagieren pflegen.

Ehe ich jetzt zu der Beschreibung der Exstirpationsversuche übergehe, sei hier einer Frage gedacht, die uns bei den Exstirpationen immer von neuem beschäftigte. Wenn nach einer Großhirnoperation eine der bisherigen Sehreaktionen nicht mehr erfolgte, so war zu entscheiden, ob dieser Ausfall auf einer Schädigung des Sehzentrums oder des demselben assoziierten Bewegungszentrums beruhte. Wenn, um ein Beispiel zu nennen, auf das wir noch wiederholt zurückkommen werden, der Papagei nicht mehr mit dem Schnabel auf einen Gegenstand zugriff, wie er es vor der Operation stets getan hatte, war dieser Ausfall auf eine Sehstörung, eventuell auf Seelenblindheit oder auf eine motorische Störung zurückzuführen? Die Frage bedurfte deswegen einer sorgfältigen Prüfung, da zur Zeit, als ich die Exstirpationen begann, es von keinem Teile des Vogelgroßhirns feststand, ob er motorische oder sensorische Funktionen besaß.

Als das Zweckmäßigste erscheint es mir, die Operationen in der Reihenfolge zu schildern, wie ich sie bei der Untersuchung vorgenommen habe. Da schon die ersten

orientierenden Versuche ergeben hatten, daß nach Verletzungen im Bereiche des Hinterhauptsteiles Sehstörungen auftreten, so begann ich in mehr systematischer Weise, Teile der hinteren Halbkugel zu exstirpieren und die Folgen zu beobachten. Die Sehstörungen, welche in dem gegenseitigen Auge zur Beobachtung kamen, waren um so erheblicher, je tiefer und umfangreicher die Exstirpation ausgeführt wurde; das gleichseitige Auge blieb dabei frei von Störungen. In mittelschweren Fällen hatten die Störungen etwa folgenden Charakter: näherte man einige Tage nach der — sagen wir linksseitigen — Operation dem rechten Auge des Papageis von vorn her einen Gegenstand, so verengte sich die Pupille, und das Auge ging etwas nach innen. Hielt man den Gegenstand etwas mehr nach rechts hin (vom Papagei aus gerechnet), ein wenig mehr seitlich von der Schnabelspitze, so sah man alsbald eine geringe Seitenbewegung des Kopfes sich anschließen, und auch das Zubeißen ließ nicht lange auf sich warten. Häufig fehlte dasselbe in den ersten Tagen nach der Operation, und es trat nur eine Pupillen- und Augenbewegung ein. Ja, auch die Augenbewegung fehlte mitunter in den ersten Tagen. Konnte man mithin in der Schnabelzone der Retina nur geringfügige und schnell vorübergehende Störungen nachweisen, so war im Gegensatze dazu in den übrigen Teilen der Retina Lichtempfindung zunächst gar nicht zu konstatieren. Es fehlte in der ersten Zeit nach der Operation jede Sehreaktion, die wir normalerweise beobachten, wenn wir von hinten her einen Gegenstand dem Auge des Papageis nähern. Diese Störungen in dem »Hauptteile« der Retina waren auch dann noch ebenso deutlich vorhanden, wenn die Sehreaktionen von der Schnabelzone aus nach kurzer Unterbrechung wieder vollständig normal geworden waren. Bei sehr oberflächlicher Exstirpation im hinteren Bereiche der einen Hemisphäre trat nur eine unbedeutende und schnell vorübergehende Sehstörung in dem gegenseitigen Auge ein: dieselbe betraf dann ausschließlich den Hauptteil der Retina und ließ die Schnabelzone ganz frei. Näherte man in diesen leichten Fällen bei sagen wir wieder linksseitig operierter Hemisphäre dem rechten Auge von hinten her einen Gegenstand, so war in den ersten Tagen keine deutliche Reaktion zu erzielen; aber vielleicht schon am dritten Tage stutzte der Papagei bei dem Versuche, und bald drehte er sich in gewohnter Weise um,

Fig. 3.



Gehirn von oben (entsprechend der Abbildung Taf. I Fig. 1).

w Wulstexstirpation,
st Stirnteilexstirpation,
s Schläfenteilextirpation,
o und *o*¹ Hinterhauptsteilexstirpation,
e Exstirpation des Ektostriatums,
m Exstirpation des Sprechbezirkes,
x Durchschneidung der Septumfaserung.

bestrebt, den genäherten Gegenstand zu erhaschen. Oder wir konnten auch beobachten, daß der Papagei gleich von Anfang an wohl reagierte, daß aber die Reaktion zunächst nicht so prompt wie vorher erfolgte.

In den schweren Fällen fehlte in der ersten Zeit nach der Operation auch in der Schnabelzone des der operierten Hemisphäre gegenüberliegenden Auges jede Reaktion; selbst die Pupillenreaktion auf Lichteinfall war in den ersten Tagen nicht zu konstatieren. Es war dies aber die erste Reaktion, die — öfter erst nach 4 bis 6 Tagen — zunächst wieder eintrat. Daran schloß sich in den darauf folgenden Tagen der Wiedereintritt des Akkommodationsvorganges, beginnend mit der Akkommodationsveränderung der Pupille. Auch Blinzeln ließ sich nunmehr beobachten, wenn man den Finger von vorn her schnell gegen das Auge bewegte.

Außer den auf das Auge beschränkten Reaktionen trat als nächste Reaktion leichtes Öffnen des Schnabels ein sowie eine Kopfbewegung nach dem genäherten Gegenstande. Der Papagei folgte mit Kopf und Auge dem Finger, den man langsam von oben nach unten oder umgekehrt vor dem Schnabel herumführte. Endlich griff auch der Papagei wieder zu; aber das Zugreifen erfolgte nicht mehr so regelmäßig wie früher. Wir machten dabei die Beobachtung, daß in der ersten Zeit nach der Operation es besonders rotfarbige Gegenstände, wie Mohrrüben, waren, nach denen der Papagei mit Vorliebe zuerst wieder zugriff. In diesen schweren Fällen waren nun die gewöhnlichen Sehreaktionen von den anderen Teilen der Retina aus nicht mehr zu erhalten, und es zeigte sich folgendes charakteristische Verhalten: hielt man einen Gegenstand nur ein wenig seitlich von der Schnabelspitze, so reagierte das Tier in der oben beschriebenen Weise mit einer geringen Seitendrehung des Kopfes. Sowie man aber jetzt den Gegenstand noch ein wenig mehr seitlich verrückte, so daß der Gesichtseindruck etwa in die Fovea centralis fiel, so hörte jede Reaktion auf.

Die schwerste Schädigung des gegenseitigen Auges beobachteten wir, wenn durch die Exstirpation die wesentlichsten Faserzüge und Ganglien einer Großhirnhemisphäre zerstört worden waren, so daß es sich gleichsam um die vollständige Exstirpation derselben handelte. In diesem Falle gingen die Sehreaktionen des Hauptteiles der Retina für die Dauer verloren. Dagegen traten die Sehreaktionen der Schnabelzone nach und nach wieder ein. Es zeigte sich dabei, daß, je mehr die vorderen Teile der Hemisphäre von der Exstirpation betroffen wurden, um so langsamer die Reaktionen der Schnabelzone sich wieder einstellten, daß um so mehr insbesondere das Zugreifen des Papageis mit dem Schnabel eine Störung erfuhr. Der Papagei griff selten zu und häufig nur beim ersten Versuche, da er schnell bei der Prüfung ermüdete. Leichter ging das Zugreifen vonstatten, wenn man vorher den Gegenstand so vor der Schnabelspitze gehalten hatte, daß sein Bild in die Schnabelzonen beider Augen zugleich fiel; hatte der Papagei jetzt zugegriffen und man näherte gleich darauf den Gegenstand dem geschädigten Auge allein, so erfolgte das Zugreifen mit größerer Sicherheit. Die Aufmerksamkeit des Papageis war erregt; vielleicht war auch das Auge durch den vorhergehenden binokularen Sehakt in die geeignetste Stellung gelangt. Die Sehreaktion, die darin bestand, daß der Papagei den genäherten Gegenstand mit dem Fuße zu ergreifen suchte, war in diesen Fällen nicht mehr nachzuweisen. Während bei den Tauben und anderen Vögeln nach Exstirpation einer Großhirnhemisphäre das Sehen auf dem gegenseitigen Auge erst nach der Enukleation oder Verschließung des normalen Auges festzustellen ist, läßt sich bei den Papageien, wie die vorhergehende Schilderung zeigt, der restierende Gesichtssinn im geschädigten Auge, auch wenn das normale Auge

offen bleibt, konstatieren; deutlicher allerdings und etwas früher, wenn dasselbe alsbald nach der Operation verschlossen wird.

Bemerkenswert ist, daß selbst nach der ausgiebigsten Operation in einer Hemisphäre die Tiere imstande waren, mit der Schnabelzone der Retina des gegenseitigen Auges verschiedene Gegenstände zu unterscheiden. Näherte man Hand und Finger, so knurrte der Papagei, Zeichen von Furcht verratend, während er anderen Gegenständen gegenüber ruhig blieb. Das normale Auge wurde bei diesem Versuche verschlossen, um dessen Funktion mit Sicherheit auszuschließen. Es bestand somit keine »Seelenblindheit« in der Schnabelzone des geschädigten Auges.

Wenn wir auch fanden, daß die **gewöhnlichen** Sehreaktionen des Hauptteiles der Retina durch die Exstirpation in der gegenseitigen Großhirnhemisphäre für die Dauer erloschen waren, so müssen wir hier doch noch zweier Erscheinungen gedenken, welche in diesem Teile der Retina bei Gesichtseindrücken sich in diesen Fällen beobachten ließen, und welche, als sie uns zuerst auffielen, den Gang der Untersuchung sehr zu komplizieren schienen.

Erstens beobachteten wir nämlich, daß manchmal, wenn man dem geschädigten Auge einen großen Gegenstand, z. B. einen Wattebausch, so näherte, daß das Bild desselben etwa in die Gegend der Fovea centralis fiel, der Papagei stutzte, den Kopf plötzlich still hielt und mit einer anderen Beschäftigung aufhörte. Aber man konnte den Wattebausch bis dicht an das Auge heranbringen, ohne daß der Papagei sonst eine Reaktion zeigte und etwa scheu davonlief. Er schien den Gegenstand zu bemerken, aber nicht zu wissen, woher der Gesichtseindruck kam. Der Gegenstand wurde nicht erkannt, weder seiner Lage noch seiner Form nach; es handelte sich nur um einen unbestimmten Gesichtseindruck. Auf die Deutung dieser Erscheinung, welche sich erst einige Wochen nach der Operation gut beobachten ließ, komme ich später zurück. Es sei aber schon hier bemerkt, daß es sich bei diesem spurweisen Sehen in dem Hauptteile der Retina nicht etwa um das Vorhandensein stehengebliebener Großhirnreste handelte, woran man zuerst denken mußte.

Ferner ließ sich in manchen Fällen, in denen eine Hemisphäre in großer Ausdehnung geschädigt war, folgende auffällige Erscheinung wahrnehmen. Näherte man dem der zerstörten Hemisphäre gegenüberliegenden Auge von hinten her einen Gegenstand, so wandte der Papagei Kopf und Schnabel nicht nach dieser Seite hin, wie es normalerweise geschieht, sondern nach der entgegengesetzten, indem er hier den bemerkten Gegenstand suchte, und mitunter sah ich ihn dabei in die Luft hinein beißen. Dieses Verhalten, welches sich schon in der ersten Zeit nach der Operation einstellte, war kein dauerndes; nachdem ich öfter den Versuch wiederholt hatte, blieb die zwecklose Umdrehung aus, und der Papagei verharrte ruhig an seinem Platze, ohne sich nach der einen oder anderen Richtung zu wenden. Es handelte sich in diesen Fällen um eine falsche Projektion, die nur eine Erklärung zuließ: der Gesichtseindruck mußte von dem geschädigten Auge aus in die gleichseitige, unbeschädigte Großhirnhemisphäre gelangt sein, von der aus die von dieser Hemisphäre normalerweise ausgehende Umdrehung nach der entgegengesetzten Seite erfolgte.

Die systematischen Exstirpationen, über die ich bisher berichtet habe, hatten einen ausgesprochenen Gegensatz zwischen der Schnabelzone und den übrigen Teilen der Retina hervortreten lassen. Dieser

Gegensatz war vorhanden, mochte die Exstirpation welche Teile auch immer der Großhirnhemisphäre umfassen und mehr oder weniger umfangreich sein. Waren auch mitunter in der ersten Zeit nach der Operation in der Schnabelzone Störungen festzustellen, so zeigten sich die Störungen doch immer bei weitem erheblicher in den übrigen Teilen der Retina; und wenn nach geringen Eingriffen das Sehen in allen Teilen der Retina (auch in dem Hauptteile) sich sehr bald wieder einstellte, so war dasselbe in der Schnabelzone entweder von vornherein überhaupt nicht gestört, oder die Störung glich sich hier doch noch schneller wieder aus als in der übrigen Retina. Aber selbst nach den ausgiebigsten Eingriffen blieben die Sehreaktionen der Schnabelzone im wesentlichen erhalten, während von dem Hauptteile der Retina aus für die Dauer keine der gewöhnlichen Sehreaktionen mehr ausgelöst werden konnte. Es war unsere weitere Aufgabe, über die Ursache dieses Unterschiedes Aufschluß zu gewinnen.

Aus den bisherigen Versuchen mußte man schließen, daß das Sehen in dem Hauptteile der Retina von der gegenseitigen Großhirnhemisphäre abhing, daß das Sehen in der Schnabelzone dagegen nicht in so engen Beziehungen zur gegenseitigen Hemisphäre stehen konnte. Wohl wurden, wenn man die Exstirpation genügend weit nach vorn ausdehnte, auch die Sehreaktionen der Schnabelzone beeinträchtigt; dieselben hatten sich jedoch alle nach und nach wieder eingestellt; sogar die Fähigkeit, verschiedene Objekte zu unterscheiden, schien wiedergekehrt zu sein, wenn auch, wie wir sahen, das Zugreifen selbst eine gewisse dauernde Störung erfahren hatte. Daß etwa Teile der gegenseitigen Hemisphäre bei den Operationen stehen geblieben waren, die das Sehen in der Schnabelzone vermittelten, war auszuschließen, da die betreffenden Sehreaktionen nachweisbar blieben, mochte die Teilexstirpation wo auch immer in der Hemisphäre zur Ausführung gekommen sein. Lag es nun auch nahe, anzunehmen, daß das Sehen in der Schnabelzone vom Mittelhirn (Lobi optici) abhing, so konnte man doch noch daran denken, daß die andere, intakte Großhirnhemisphäre zugunsten dieses Teiles der Retina für die exstirpierte Hemisphäre eingetreten war. Um diesen Punkt zu entscheiden, ließen wir, als sich nach der ersten Operation eine Besserung in dem Verhalten des Tieres nicht mehr zeigte, etwa nach 3—4 Wochen, eine Exstirpation der zweiten Hemisphäre in möglichst großer Ausdehnung folgen.

Waren nunmehr in beiden Hemisphären die Hauptfaserzüge durchschnitten und die Hauptganglien zerstört, so trat eine wesentliche Veränderung in dem Verhalten der Tiere ein. Die schwerst geschädigten Tiere habe ich nicht länger als fünf Tage am Leben erhalten können. Bis auf geringe Drehungen des Kopfes und spurweises Öffnen des Schnabels fehlten in diesen Tagen alle spontanen Bewegungen; die Tiere ließen sich in alle Stellungen bringen und verharrten fast bewegungslos in jeder Lage; bei der Schilderung der Bewegungs- und Freßstörungen komme ich genauer hierauf zurück. An dieser Stelle ist es wichtig, hervorzuheben, daß diese so schwer geschädigten Tiere nicht vollständig blind waren. Es ließ sich ein wenn auch sehr eingeschränktes Sehvermögen, doch nur in der Schnabelzone der Retina, deutlich nachweisen. Die Akkommodation zeigte sich erhalten. Es war anfänglich ein Unterschied in dem Verhalten beider Augen zu beobachten. In dem durch die

erste Operation geschädigten Auge ließen sich die Akkommodationserscheinungen unmittelbar nach der zweiten Operation konstatieren; das andere Auge war dagegen zunächst nach der Operation völlig blind; erst nach einigen Tagen traten auch hier die Akkommodationserscheinungen auf; und beide Augen verhielten sich alsdann analog. Neben der Akkommodation konnte man auch Blinzeln mitunter nachweisen, wenn man schnell von vorn her den Finger gegen eins der Augen bewegte. Ich hatte öfter den Eindruck, daß die Akkommodationsverengerung der Pupille nach der doppelseitigen Operation noch prompter und regelmäßiger wie früher erfolgte, als ob ein regulierender Einfluß des Großhirns auf diese Akkommodationsbewegung zum Fortfall gekommen wäre. Eine geringe Kopfbewegung war mitunter zu bemerken, wenn man einen Gegenstand etwas mehr seitlich von der Schnabelspitze hielt; auch ein spurweises Öffnen des Schnabels gesellte sich wohl dazu. Darüber hinaus waren aber keine Sehreaktionen zu erhalten. Der Fuß wurde nicht mehr zur Abwehr erhoben. Insbesondere fehlte das Zugreifen mit dem Schnabel, sooft man auch diesen Versuch wiederholte.

In den doppelseitig operierten Fällen, in welchen die eine oder die andere Seite eine weniger ausgiebige Exstirpation erfahren hatte, in denen z. B. bei der ersten Operation der vordere Teil der einen Hemisphäre mit dem Mesostriatum weniger stark geschädigt worden war, sah man die Papageien nach der zweiten Operation noch manche Bewegungen ausführen: sie liefen z. B. einige Schritte, wenn man sie am Flügel reizte. Ihr Sehvermögen unterschied sich nur wenig von dem der oben geschilderten, schwerst geschädigten Papageien. Auch bei ihnen ließen sich im wesentlichen nur die genannten Reaktionen von der Schnabelzone aus hervorrufen; doch machte es manchmal den Eindruck, als ob die wenigen Gehbewegungen, die sie ausführten, unter dem Einflusse von Gesichtsempfindungen standen, da sie anscheinend Hindernisse vermieden. Diese Tiere griffen nie mehr, weder mit dem Schnabel noch mit dem Fuße, nach ihnen gereichten Gegenständen; das spontane Fressen fehlte vollständig. Trotz künstlicher Fütterung ließen sich die Tiere nie über zwei Wochen am Leben erhalten.

Das Ergebnis dieser doppelseitigen Exstirpationen für den Gesichtssinn besteht demnach darin, daß den niederen Gehirnteilen ein gewisses Sehen zugeschrieben werden muß. Mochte die Verletzung beider Großhirnhemisphären noch so umfangreich sein und welche Teile auch immer umfassen, die Papageien wurden nicht »blind«, sondern zeigten noch in der Schnabelzone der Retina gewisse, wenn auch eingeschränkte Sehreaktionen. Erst wenn gleichzeitig mit der Hemisphärenverletzung eine Schädigung des Mittelhirns (Lobus opticus) derselben Seite erfolgte, wie es bei einem Papagei der Fall war, trat völlige Blindheit auf dem gegenseitigen Auge ein; es fehlten nunmehr die Akkommodationserscheinungen, und nur eine minimale Verengerung der Pupille war auf stärkeren Lichteinfall nachweisbar.

In Übereinstimmung mit diesem Ergebnisse steht, daß durch die elektrische Reizung des Großhirns die mit dem Akkommodationsvorgange verbundene Bewegung der Augen nach innen nicht zu erzielen war, wohl dagegen die Bewegungen der Augen nach hinten, hinten oben, hinten unten, ein weiterer Beweis für unsere Auffassung, daß der »Hauptteil« der Retina engere Beziehungen zum Großhirn besitzt wie die Schnabelzone.

Hatten wir nach der ausgiebigen Exstirpation in der einen Hemisphäre gesehen, daß der Papagei von der Schnabelzone des gegenseitigen Auges aus noch mit Zugreifen auf dargebotene Gegenstände reagierte, so war, wie wir weiter beobachteten, nach der Exstirpation in der zweiten Hemisphäre dieses Zugreifen nicht mehr erfolgt. Es mußte demnach nach der ersten Operation die normale Hemisphäre in gewissen Beziehungen für die operierte Hemisphäre eingetreten sein, was nach zwei Richtungen hin möglich war, und wir gelangen damit zur Erörterung einer Frage, die uns lange beschäftigte. Es war einerseits denkbar, daß nur die niederen Gesichtsreaktionen (Akkommodation) an das Mittelhirn geknüpft waren, daß aber für die komplizierteren Gesichtsreaktionen (Zugreifen) doch eine Endigung der Sehfasern auch für die Schnabelzone der Retina im Großhirn bestand; es mußte dann, nachdem die eine Hemisphäre durch die Operation funktionsuntüchtig geworden war, die normale Hemisphäre allmählich für die operierte in bezug auf die komplizierteren Sehreaktionen der Schnabelzone eingetreten sein, so daß das Zugreifen von der Schnabelzone des geschädigten Auges aus jetzt wieder, wenn auch nicht mehr so prompt wie früher, erfolgte. Diese Annahme erscheint mir jedoch aus mannigfachen, besonders aus anatomischen Gründen, auf die ich noch genauer zurückkomme, unwahrscheinlich. Für weit wahrscheinlicher halte ich die andere Möglichkeit, daß anfangs bei dem einseitig operierten Tiere das Zugreifen von der Gegenseite aus allein infolge motorischer Störungen ausblieb, und daß hernach die normale Hemisphäre für die motorischen Ausfallserscheinungen der operierten Hemisphäre ersetzend eintrat. Danach wäre das Sehzentrum für die Schnabelzone der Retina ausschließlich im Mittelhirn zu suchen; und die Störungen des Zugreifens bei einseitiger, das vollständige Ausbleiben des Zugreifens bei doppelseitiger Großhirnverletzung beruhte nicht auf einer Störung des Gesichtssinnes, sondern wäre allein auf Störungen der dem Sehzentrum im Mittelhirn assoziierten motorischen Zentren zurückzuführen, welche letztere durch die Exstirpation im Großhirn geschädigt oder gelähmt waren und daher nicht mehr von dem Sehzentrum aus in Tätigkeit gesetzt werden konnten; ebensowenig übrigens, wie durch sensible Einflüsse; denn, wie wir bei Schilderung der Freßstörungen sehen werden, lösten die den Tieren in den Schnabel gesteckten Sonnenblumenkerne nach der doppelseitigen Operation den Freßvorgang nicht mehr aus. Die Tiere behielten die Sonnenblumenkerne im Schnabel, ohne sie zu fressen. Andere motorische Zentren, wie das der Akkommodation, waren nicht in dieser Weise vom Großhirn abhängig und blieben daher durch die Großhirnoperation unberührt. Wenn der Akkommodationsvorgang, obwohl er vom Mittelhirn abhängig ist, doch nach einer ausgiebigen Großhirnexstirpation für einige Tage gar nicht oder nur schwach in Funktion trat, so erklärt sich das aus der indirekten und vorübergehenden Störung, welche die tiefer gelegenen Gehirnteile durch die Exstirpation höherer Gehirnabschnitte erfahren (vgl. dazu S. 33).

Wenn ich auch auf den motorischen Teil des Großhirns, der zum Zustandekommen des Zugreifens sich als notwendig herausgestellt hat, bei den Freßstörungen genauer eingehen werde, so mag hier doch schon bemerkt sein, daß es sich dabei um das Mesostriatum handelte. Je mehr dasselbe von der Operation betroffen war, um so weniger Sehreaktionen ließen sich von der Schnabelzone des gegenseitigen Auges aus erhalten. Nur bei gewissen Funktionen, wie beim Zugreifen, trat das gleichseitige, unbeschädigte Mesostriatum für das geschädigte auf der anderen Seite ein. Dagegen fand die Reaktion des »Fußhebens« zur Abwehr oder zum Empfange gereichter Gegenstände nicht mehr statt, da von jedem Mesostriatum nur die isolierte Bewegung des gegenseitigen Beines abhängt, und hierbei das eine Mesostriatum für das andere nicht eintritt. Wir erfahren jetzt auch, warum die Sehreaktionen

von der Schnabelzone aus eine um so größere Störung erfuhren, je weiter nach vorn die Exstirpation im Großhirn ausgedehnt wurde; es war in diesen Fällen der vordere Teil des Mesostriatums von der Operation betroffen.

Wir hätten bisher festgestellt, daß die Gesichtsempfindungen für die Schnabelzone der Retina nicht im Großhirn, sondern im Mittelhirn stattfinden, oder, wie ich es aus später zu erörternden Gründen ausdrücken möchte, daß die Sehfasern, die ihren Konzentrationspunkt in der Schnabelzone der Retina besitzen, im Mittelhirn endigen; ferner daß für die einfacheren Sehreaktionen, wie für die Akkommodation, die unterhalb des Großhirns gelegenen motorischen Zentren ausreichen, daß aber für die komplizierteren Sehreaktionen, wie das Zugreifen, es noch der Funktion bestimmter motorischer Teile des Großhirns bedarf.

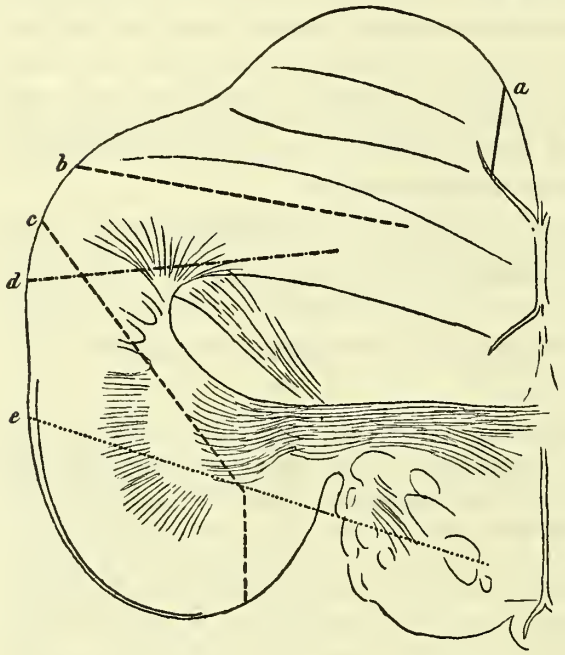
Es mußte uns jetzt weiter darauf ankommen, zu ermitteln, in welchem Teile des Großhirns die Sehfasern endigen,[1] welche ihren Konzentrationspunkt in der Fovea centralis der Retina besitzen. Hatten wir doch gesehen, daß mit Ausnahme der Schnabelzone die ganze übrige Retina in enger Beziehung zum Großhirn stand.

Weder die Exstirpation des Wulstes, noch die Durchschneidung der Septumfaserung, noch die Zerstörung des Hyperstriatums hatten außer schnell vorübergehenden Störungen irgendeinen nennenswerten Einfluß auf das Sehen hinterlassen. Auch die Exstirpation des Stirnteils war in dieser Richtung ohne Bedeutung gewesen; nur daß, wenn die Exstirpation nahe an das Mesostriatum heranreichte, aus den oben erörterten Gründen gewisse Störungen im Zugreifen sich bemerkbar gemacht hatten. Von den hinteren Teilen der Hemisphäre kamen folgende für die Exstirpation in Betracht: 1. die Ventrikeldecke, 2. der unmittelbar unter derselben gelegene Teil des Striatums, 3. das Epistriatum mit seinen Faserzügen, 4. das Ektostriatum. — Die Schädigung der Ventrikeldecke hinterließ nur unbedeutende Sehstörungen, die schnell vorübergingen und wohl durch eine indirekte Schädigung tiefer gelegener Teile hervorgerufen sein mochten. Die Exstirpation, welche die Umgebung des Epistriatums betraf, aber das Ganglion selbst freiließ (s. Textfigur S. 57), zog wohl öfter bedeutende Sehstörungen auf dem der Operationsseite gegenüberliegenden Auge nach sich. Anfangs war sogar das Gesichtsfeld stark eingeengt. Nach und nach hatten sich aber die Störungen fast ganz wieder zurückgebildet. Am spätesten verlor sich die Einengung des Gesichtsfeldes nach hinten, die zuerst am meisten hervorgetreten war. Was mitunter blieb, war als eine »Sehschwäche« zu bezeichnen. Der Papagei reagierte langsamer wie früher; man mußte mit dem Gegenstande näher an das Auge, das man prüfen wollte, herangehen, um eine Reaktion hervorzurufen; aber auf allen Teilen der Retina ließen sich doch die Sehreaktionen erhalten. Der Papagei drehte wie früher den Kopf nach der Stelle des genäherten Gegenstandes; auch war eine entsprechende Augenbewegung zu beobachten. Ob es sich bei diesen leichten Störungen um eine Ausfallserscheinung handelte, oder ob dieselben auf einer Schädigung tieferer Teile beruhten, möchte ich dahingestellt sein lassen. Man konnte aus anatomischen

[1] Nach Unterbrechung im Thalamus bzw. Mittelhirn.

Gründen daran denken, daß die Exstirpation der Umgebung des Epistriatums, d. h. des Striatum occipitale, in welches die feinen Fasern aus dem Ganglion ausstrahlen, Seelenblindheit herbeiführte. Jedoch ist, wie ich schon anfangs hervorhob, in dem »Hauptteil« der Retina nur schwer Seelenblindheit festzustellen, da die Tiere hier auf alle Gegenstände ohne Unterschied in gleicher Weise mit Umdrehung des Kopfes bzw. vollständiger Umdrehung reagieren. Das Sehen in der Schnabelzone wurde durch diese Exstirpation in keiner Weise betroffen.

Fig. 4.



Frontalschnitt durch das Gehirn (entsprechend der Abbildung Taf. II Fig. 1) zur Darstellung der Operationsschnitte.

a Durchschneidung der Septumfaserung,
b Unterschneidung des Hyperstriatums,
c Exstirpation des Epistriatums,
d Unterschneidung des Ektostriatums,
e Schnitt durch den Schläfenteil in das Mittelhirn.

Erst wenn die Exstirpation auf das Epistriatum selbst ausgedehnt wurde, konnte man erhebliche Sehstörungen in dem »Hauptteile« der Retina des gegenseitigen Auges konstatieren, Störungen, welche sich auch nach Monaten nicht verloren.

Bei der Operation des Epistriatums wurden, wenn wir von außen nach innen gehen, folgende Teile des Großhirns verletzt: 1. die Ventrikeldecke, welche den Schläfen- und Hinterhauptsteil umgibt, 2. das Striatum occipitale bzw. temporale samt den feinen Fasern, die aus dem Epistriatum in das umgebende Striatum ausstrahlen, 3. das Epistriatum selbst, 4. die aus dem Epistriatum hervorgehenden Züge der »Querfaserung«, 5. die Faserzüge, welche, an der Grenze des Epistriatums, das Mesostriatum umgeben, besonders der vertikale Schenkel der Lamina medullaris, 6. Teile des Mesostriatums, besonders der Körper desselben, 7. mitunter die lateralen Partien des Ektostriatums.

Die Exstirpationen, welche ich in dieser Weise vornahm, hatten zum Ergebnis, daß das Sehen in dem »Hauptteile« der Retina mit dem Epistriatum der gegenseitigen Hemisphäre verknüpft ist. Mag die Sehempfindung übrigens erst hier zustande kommen oder bereits in tieferen

Zentren, jedenfalls ist daran festzuhalten, daß für die Sehfasern, welche ihren Konzentrationspunkt in der Fovea centralis besitzen, d. h. für den »Hauptteil« der Retina, das Epistriatum notwendig ist, damit die gewöhnlichen Sehreaktionen von diesem Teile der Retina aus erfolgen können. Bei den Tieren, bei denen die Operation am vollkommensten zur Ausführung gelangt war, konnte man von dem »Hauptteile« der Retina des gegenüberliegenden Auges aus die gewöhnlichen Sehreaktionen jetzt nicht mehr erhalten, während die »Schnabelzone« keine Störungen aufwies. Doch ließen sich bei sorgfältiger Prüfung zu gewissen Zeiten noch zwei Reaktionen von dem »Hauptteile« der Retina aus hervorrufen, welche ich schon oben (S. 41) berührte, die aber hier bei der genaueren Erörterung der anatomischen Verhältnisse noch einmal zur Sprache kommen müssen:

Einerseits beobachteten wir, daß der Papagei mitunter stutzte und den Kopf plötzlich stillhielt, ohne aber sonst eine der gewöhnlichen Sehreaktionen darzubieten, wenn wir von hinten her einen großen Gegenstand, z. B. einen Wattebausch, dem geschädigten Auge näherten. Dieses spurweise Sehen hängt nach unserer Auffassung vom Mittelhirn ab und ist zu beziehen auf die vereinzelten Sehfasern, welche, gleichwertig den Fasern der Schnabelzone, auch über die übrige Retina verbreitet sind. Diese Sehfasern, welche mit der fortschreitenden Entwickelung des Großhirnsehens ihre Bedeutung verloren haben, lassen ihre geringe Funktion erst erkennen, wenn das Großhirnsehen ausgeschaltet ist; zumal dann, wenn das normale Auge verschlossen wird, und die Tiere auf das geschädigte Auge angewiesen sind. Die zweite Erscheinung war die »falsche Projektion« des Papageis, dadurch hervorgerufen, daß die Gesichtseindrücke von dem geschädigten Auge aus in die gleichseitige, normale Großhirnhemisphäre gelangten und die dieser Hemisphäre entsprechenden Bewegungen auslösten. So kam es, daß der Papagei, statt sich — sagen wir — nach links herum zu drehen, um auf die dem linken Auge von hinten her genäherten Gegenstande zuzubeißen, sich nach der rechten Seite drehte und vergebens hier nach den betreffenden Gegenständen suchte. Die Drehung nach der rechten Seite erfolgte langsam und zögernd; es handelte sich nicht etwa, woran man denken konnte, um ein scheues Ausweichen nach dieser Seite, wie man es ebenso wie bei anderen Vögeln gelegentlich auch bei den Papageien beobachtet. Da die Kommissur, welche beide Epistriata verbindet, durch die Exstirpation des einen Epistriatums außer Funktion gesetzt war, so mußte bei dem Bestehen einer vollständigen Kreuzung der Sehnerven die Überleitung des Gesichtseindruckes nach der gleichseitigen Hemisphäre durch die in reichlicher Zahl vorhandenen Thalamus- oder Mittelhirnkommissuren erfolgt sein. Auf diese Erscheinung, welche bei den operierten Papageien nur vorübergehend nachweisbar war, führt uns die Schilderung der Drehstörungen nochmals zurück.

Es kommt übrigens nicht das ganze Epistriatum für die im Hauptteile der Retina auftretenden Sehstörungen in Betracht, sondern nur der hintere größere Teil des Ganglions; der Teil, in welchem der oben beschriebene Tractus thalamo-epistriaticus endigt, während dem vorderen Teile wohl andere Funktionen zukommen. Dieser Nervenzug entspricht dem Tractus occipito-mesencephalicus Edingers, dessen Beteiligung am Sehakte Edinger aus Analogieschlüssen vermutet hatte. Doch stimme ich, was die Endigung des

Zuges im Großhirn betrifft, mit Edinger nicht überein (vgl. S. 25). Wo aber auch das Sehzentrum für den Hauptteil der Retina gelegen sein mag, ob im Epistriatum selbst oder in der Umgebung desselben, jedenfalls ist dasselbe nicht in der »Hirnrinde« zu suchen; und die Auffassung Edingers, daß sich beim Vogel die »erste richtige Hinterhauptsrinde nebst Sehstrahlung« findet, ist sicher für die Papageien nicht zutreffend.

Ferner gaben diese systematischen Exstirpationen gewisse Anhaltspunkte dafür, daß die verschiedenen Abschnitte des Hauptteiles der Retina nicht regellos dem Epistriatum zugeordnet sind; die Untersuchungen machen es vielmehr wahrscheinlich, daß eine Projektion derart besteht, daß die hinteren Partien des Epistriatums nach vorn gelegenen Partien der Retina entsprechen, während die hinteren Teile der Retina einer mehr nach vorn gelegenen Epistriatumpartie zugehören. Jedenfalls war es deutlich, daß das Gesichtsfeld der Papageien nach hinten (außen) um so mehr eingeschränkt war, je weiter nach hinten die Epistriatumverletzung erfolgte. Auch nach einer indirekten Schädigung des hintersten Teiles des Epistriatums durch Exstirpation des angrenzenden Gebietes reagierten die Tiere zuerst nicht auf Gegenstände, welche von hinten her genähert wurden; es war mithin die vorderste Partie der Retina, welche die Gesichtseindrücke von hinten her empfängt, zeitweilig außer Funktion gesetzt; und es entsprach demnach die vordere Partie der Retina der hinteren Epistriatumpartie. Weiter schien der mehr nach oben gelegene Teil des Epistriatums dem unteren Quadranten der Retina, der untere Teil des Ganglions dem oberen Quadranten der Retina zugeordnet zu sein. War das Epistriatum doppelseitig in großer Ausdehnung exstirpiert, so war gleichzeitig das Mesostriatum und öfter auch das Ektostriatum auf beiden Seiten mitbetroffen; und die Tiere verhielten sich dann ähnlich wie die oben geschilderten Papageien, denen die wesentlichsten Teile beider Hemisphären exstirpiert worden waren. Den Tieren fehlte vor allem die Möglichkeit, zu fressen; sie griffen nicht zu, wenn man ihnen die Nahrung reichte, oder wenn sie vor dem Futternapfe standen. Auch wenn man ihnen die Nahrung in den Schnabel steckte, so vermochten sie mit derselben nichts anzufangen. In $\frac{1}{2}$ bis $2\frac{1}{2}$ Wochen gingen diese Tiere zugrunde, auch wenn man mit Ausdauer und Vorsicht die künstliche Ernährung durchführte. War die Epistriatumexstirpation nur unvollkommen auf beiden Seiten ausgeführt, wobei die zweite Operation etwa 3 bis 4 Wochen nach der ersten stattgefunden hatte, so blieben die Tiere meist am Leben, auch wenn sie unmittelbar nach der zweiten Operation sich in äußerst schlechtem Zustande befanden. Während das Sehen in der Schnabelzone nur vorübergehende Störungen zeigte, war das Sehen in dem Hauptteile der Retina in diesen Fällen beiderseits für die Dauer gestört, und die Größe der Störung entsprach dem Umfange der Exstirpation. Das Gesichtsfeld war mehr oder minder eingeschränkt, die Latenzzeit zwischen Gesichtseindruck und Reaktion vergrößert, und diese beiderseitige Störung der wichtigsten Sinnestätigkeit, zugleich mit der Störung der Orientierung im Raume, ließ die Tiere psychisch gestört erscheinen.

Was die Verletzungen des Ektostriatums betrifft, so hatten dieselben oft erhebliche Sehstörungen im Hauptteile der Retina zur Folge. Die Operation wurde in der Weise vorgenommen, daß durch einen Horizontalschnitt das auf dem Mesostriatum aufsitzende Ganglion an seiner Basis unterschnitten wurde (s. Fig. S. 46 Linie *d*), wobei natürlich das Mesostriatum selbst meist erheblich mitverletzt, und die Schrägfaserung in großer Ausdehnung mitgeschädigt wird. Die mannigfach variierten Exstirpationsversuche überzeugten mich jedoch, daß die nach dieser eingreifenden Operation auftretenden Sehstörungen nur indirekter Natur sind und auf Schädigung des Epistriatums bzw. seiner Verbindungen mit dem Meso- und Ektostriatum zurückgeführt werden müssen. Ganz leichte Verletzungen des Ektostria-

tums führten keine oder nur unbedeutende Sehstörungen herbei, Störungen, welche an Intensität jedenfalls gar nicht mit den selbst nach leichten Verletzungen des Epistriatums auftretenden Sehstörungen sich vergleichen ließen. Ferner sprach der anatomische Verlauf der mit dem Ektostriatum in Beziehung tretenden Schrägfaserung gegen ihre Funktion als Sehfasern; zudem werden wir später dem Ektostriatum eine andere Funktion zuerteilen müssen. Nach Verletzung des Ektostriatums war besonders das Sehen in dem unteren Retinaquadranten des gegenseitigen Auges gestört. Es rührt das wohl davon her, daß am meisten durch die Ektostriatumoperation der benachbarte obere Teil des Epistriatums gelitten hatte, welcher nach unserer Annahme (s. oben) dem unteren Retinaquadranten entspricht.

Haben wir nunmehr die verschiedenen Teile des Großhirns in ihren Beziehungen zum Sehen geprüft, so ist es an der Zeit, noch einmal die Frage zu berühren, weswegen wir das Sehzentrum für die »Schnabelzone« der Retina ausschließlich in das Mittelhirn verlegen und die nach den Großhirnexstirpationen auftretenden Störungen des Zugreifens bzw. das vollständige Ausbleiben desselben nicht als die Folge einer Sehstörung, sondern als eine rein motorische Störung auffassen. Da die genannten Störungen erst zu beobachten sind, wenn die Exstirpation sich über den vorderen Teil des Großhirns erstreckt, so hätten wir, wenn wir das Sehzentrum für die höheren und komplizierteren Sehfunktionen der Schnabelzone im Großhirn suchen wollten, nach unseren jetzigen Feststellungen nur den vorderen Teil des Epistriatums oder den Kopf des Mesostriatums dafür in Anspruch nehmen können. Die Untersuchung hat aber ergeben, daß dem Mesostriatum andere Funktionen zukommen, indem dasselbe ein senso-motorisches Zentrum bildet; auch sprach der Verlauf der Faserzüge in demselben sowie seine eigentümliche Struktur, in welcher große Ganglienzellen fast ganz fehlen, gegen die Funktion als Sehzentrum, ganz abgesehen davon, daß nicht anzunehmen war, daß zwei ihrem Bau nach so verschiedene Großhirnteile, wie das Meso- und das Epistriatum, beide dem Gesichtssinn dienten. Was den vorderen Teil des Epistriatums betrifft, so traten allerdings nach operativen Eingriffen in diese Gegend Störungen des Zugreifens in den Vordergrund; aber es handelte sich in diesen Fällen immer gleichzeitig um eine Mitbeschädigung des Mesostriatums und seiner Faserzüge; und auf diese Nebenverletzung, die kaum zu vermeiden war, da die Zellen des Epistriatums dem Mesostriatum dicht anliegen, sind wohl ausschließlich die Störungen des Zugreifens zurückzuführen. Es spricht dafür besonders der Umstand, daß, je mehr das Mesostriatum von der Operation betroffen wurde, um so auffälliger die Störungen des Zugreifens hervortraten. Ferner gelang es vom Stirnteile aus, das Mesostriatum für sich zu verletzen und alsdann die gleichen Störungen herbeizuführen. Nach alledem glaube ich, daß es sich beim Aufhören des Zugreifens nach der doppelseitigen Großhirn- (Mesostriatum-) Exstirpation um eine rein motorische Störung handelt, und daß das Sehzentrum für die Schnabelzone der Retina ausschließlich im Mittelhirn zu suchen ist.

Wenn wir die wichtigsten Ergebnisse in betreff des Sehens der Papageien hier noch einmal kurz zusammenfassen, so hätten wir davon auszugehen, daß wir bei den Papageien eine vollständige Kreuzung der Sehnerven nachweisen konnten. Der Verlauf der Untersuchung hat uns veranlaßt, in der Retina zwei verschiedene Systeme von Sehfasern zu unterscheiden, von denen das eine System seinen Konzentrationspunkt

in der »Schnabelzone«, d. h. in dem lateralsten, dem binokularen Sehen dienenden Teile der Retina besitzt, während der Konzentrationspunkt des anderen Systems in der Fovea centralis gelegen ist. — Indem beide Systeme von Sehfasern im Gehirn verschiedenen Teilen zugeordnet sind, haben wir im Auge des Papageis zwei physiologisch verschiedene Sehakte zu unterscheiden: nämlich einen Großhirnsehakt und einen Mittelhirnsehakt, die beide nebeneinander funktionieren. Die Fovea centralis stellt den Hauptpunkt des Großhirnsehens, die »Schnabelzone« den Hauptpunkt des Mittelhirnsehens dar; aber wir müssen weiter annehmen, daß die Mittelhirnsehfasern, wenn auch in geringer Menge, sich von der Schnabelzone aus über die übrige Retina (den Hauptteil derselben) verbreitet finden, so daß mithin beide Arten von Sehfasern übereinander greifen.

Einfache Sehreaktionen, wie der Akkommodationsvorgang, finden von der Schnabelzone der Retina aus noch statt, auch wenn die Großhirnfunktion beiderseitig ausgeschaltet ist; sie bleiben erst aus nach Zerstörung des Mittelhirns (der Lobi optici). Wenn ohne Großhirn die übrigen komplizierteren Sehreaktionen, so besonders das Zugreifen auf von vorn her genäherte Gegenstände, nicht mehr zu erhalten sind, so haben wir das nicht als die Folge einer Sehstörung (Seelenblindheit), sondern als eine rein motorische Störung aufzufassen, veranlaßt durch den Ausfall des motorischen Großhirnzentrums, des Mesostriatums. Während mithin für die einfachen Sehreaktionen der Schnabelzone die unterhalb des Großhirns gelegenen motorischen Zentren ausreichen, bedarf es für die komplizierteren Reaktionen des Mittelhirnsehens der Mesostriata als Bewegungszentren. Durch die Ausschaltung des Großhirns bzw. der Mesostriata verlieren die Papageien, um es anders auszudrücken, die Fähigkeit, die Gesichtseindrücke der »Schnabelzone« in der umfassenden Weise, wie vorher, zu verwerten, d. h. sie in die entsprechenden Bewegungen umzusetzen.

Anders liegen die Verhältnisse für den »Hauptteil« der Retina, d. h. für die Sehfasern, deren Konzentrationspunkt in der Fovea centralis sich befindet. Das Sehzentrum für diese »Großhirnsehfasern« ist nach unseren Untersuchungen im Epistriatum des Großhirns zu suchen.[1] Die verschiedenen Abschnitte des Hauptteiles der Retina sind dabei wahrscheinlich nicht regellos dem Epistriatum zugeordnet; wir haben Grund zur Annahme, daß eine bestimmte Projektion des Hauptteiles der Retina auf das Epi-

[1] Vgl. S. 45 Anm. 1.

striatum besteht. Auch die Sehreaktionen für den Hauptteil der Retina bedürfen zu ihrem Zustandekommen der motorischen Funktion des Mesostriatums, in welchem wir das motorische Hauptzentrum des Großhirns sehen. Wenn in dem Hauptteile der Retina nach Exstirpation des gegenseitigen Epistriatums noch ein gewisses spurweises Sehen zurückbleibt, so rührt dasselbe von den erwähnten Mittelhirnsehfasern her, die sich, wie wir annehmen, von der »Schnabelzone« aus über die übrige Retina in geringer Menge verbreitet finden und noch Gesichtsempfindungen aufnehmen können; und weiter noch daher, daß die unversehrte Hemisphäre durch Vermittelung der Thalamuskommissuren für die geschädigte Hemisphäre unter gewissen Bedingungen eintritt und die oben erwähnte »falsche Projektion« der Gesichtseindrücke veranlaßt. Aber auch das Großhirnsehen ist kein »Rindensehen«, wie bei den Säugern; denn es ließ sich nachweisen, daß die »Sehbahn« des Großhirns gar nicht die »Rinde« oder das Pallium erreicht; wir fanden, daß auch die letzten Ausläufer des in Frage stehenden Nervenzuges über das Striatum hinaus schon aus anatomischen Gründen nicht gelangen können.

Wenn wir jetzt fragen, wieweit wir diese Untersuchungen über das Sehen der Papageien auch auf andere Vogelarten ausdehnen können, so glaube ich, daß dieselben in ihren Grundzügen auch für die anderen Vögel Geltung besitzen werden. Gewisse Unterschiede und Abweichungen werden allerdings vorhanden sein, die auf folgenden Punkten beruhen können: Erstens wird das etwas abweichende Verhalten der Retina in bezug auf Vorkommen und Ausbildung der Areae bzw. Foveae bei den verschiedenen Vogelarten auch gewisse Unterschiede in ihrer Vertretung im Gehirn zur Folge haben. Als zweiter Punkt kommt in Betracht, daß bei den verschiedenen Vögeln die Verteilung der beiden Systeme von Sehfasern in der Retina eine etwas verschiedene sein kann. Es ist durchaus anzunehmen, daß die sich von der »Schnabelzone« aus über die übrige Retina verbreitenden Mittelhirnsehfasern die älteren sind und in dem Maße, als das Großhirnsehen in der Fovea centralis und in dem Hauptteil der Retina sich entwickelte, an Bedeutung verloren haben; sie sind entweder zum Teil zugrunde gegangen oder haben ihre Funktion eingebüßt. Es ist aber wohl möglich, daß diese Mittelhirnsehfasern, so unbedeutend ihre Funktion im Hauptteile der Retina bei den Papageien auch ist, bei manchen niedriger stehenden Vögeln noch eine größere Bedeutung und

vollkommenere Funktion besitzen; bei Vögeln, die demnach noch mehr mit dem Mittelhirn sehen. Besonders würden wir dabei an Vögel zu denken haben, denen, wie z. B. dem Huhne, eine Fovea centralis vollständig fehlt. Auch die geringere Entwickelung des Epistriatums, des Zentrums der Großhirnsehfasern, spräche für ein derartiges Verhalten. Die Folge der besseren Ausbildung des Mittelhirnsehens würde sein, daß nach der vollständigen Großhirnexstirpation bei den betreffenden Vögeln noch mehr Sehreaktionen von dem Hauptteile der Retina aus zu erhalten wären. Für den Umfang und die Art der Sehreaktionen kommt dabei vor allem der Grad der Entwickelung des motorischen Großhirnzentrums, des Mesostriatums, in Betracht, dessen Größe wie Funktion und Bedeutung für die Körperbewegungen bei den verschiedenen Vogelarten sicherlich wechselt. Je mehr die einzelnen Bewegungsformen von diesem Zentrum unabhängig sind, um so mehr Sehreaktionen werden nach der Ausschaltung des Großhirns von dem Mittelhirnsehzentrum aus noch erhalten werden können.

3. Das Sprechen der Papageien.

Bei der Untersuchung über das Sprechen der Papageien handelte es sich darum, den Anteil zu ermitteln, der dem Großhirn oder einem bestimmten Teile desselben an dieser Funktion zukommt. Ließ sich ein umschriebenes Sprechzentrum feststellen? War etwa eine Hemisphäre bevorzugt in ähnlicher Weise, wie es beim Menschen der Fall ist? Die richtige Auswahl der Tiere war bei diesen Versuchen von besonderer Bedeutung. Ich hatte meine Versuche aus Rücksicht auf den hohen Preis intelligenter, gut sprechender Papageien mit billigeren, weniger begabten Tieren begonnen. Diese Tiere, die nur zwei bis drei Worte sprachen und nur unter Aufwendung von viel Zeit und Geduld neue Worte zulernten, erwiesen sich für die Untersuchung als wenig geeignet. Und als an den Schwierigkeiten die Versuche zu scheitern schienen, fing ich an, bessere, höher im Preise stehende Tiere zu verwenden. Obwohl im allgemeinen die grauen Papageien gelehrigere Sprecher sind, habe ich bisher wegen der größeren Kostspieligkeit der letzteren nur grüne Papageien (Amazonen) für die Versuche verwendet, unter denen man auch gut sprechende und besonders widerstandsfähige Tiere findet.

Der Operation ging eine längere, etwa ein bis zwei Monate dauernde Beobachtung der Versuchstiere voraus, um die Bedingungen kennen zu lernen, unter denen die Tiere sprechen. Ist es doch bekannt, daß die Papageien oft »launisch« sind, und nur unter ganz bestimmten Verhältnissen zum Sprechen zu bringen sind. Die Tiere, welche keiner besonderen Anregung und Gelegenheit bedurften, sondern, gleichviel in welcher Umgebung sie sich befanden, ihren Wortschatz hersagten, waren für diese Versuche die brauchbarsten. Bei der Beobachtung kam es darauf an, die Art und Weise, wie die Worte herausgebracht wurden, ihren Rhythmus und Klang festzuhalten, um später nach den Operationen etwaige

Störungen erkennen zu können. Auch sprach ich den Papageien neue Worte vor, um über die Schnelligkeit, mit der sie dieselben erlernten, und über die Art des Erlernens Aufschluß zu erhalten. Wenn nach hinreichender Beobachtung die erste Exstirpation am Großhirn ausgeführt war, kamen nunmehr folgende Punkte in Betracht: Erstens hörte man von dem Papagei überhaupt wieder Worte? Und wenn dies der Fall war, geschah es, ohne daß man sie ihm von neuem vorsprach? Brachte der Papagei ferner die Worte in gleicher Weise wie früher heraus oder war in der Art, wie er sie vorbrachte, eine Änderung wahrzunehmen? War die Fähigkeit des sofortigen Nachsprechens geblieben? Hatte der Papagei bestimmte Worte eingebüßt oder war der alte Wortschatz vollständig erhalten? Lernte der Papagei endlich neue Worte, die man ihm vorsprach, zu? Und geschah dies mit gleicher Schnelligkeit und Vollkommenheit wie früher?

Nach Feststellung des Ergebnisses wurde eine zweite Operation, sei es in der gleichen, sei es in der anderen Hemisphäre, vorgenommen, und in der Folgezeit wiederum entsprechend den eben geschilderten Gesichtspunkten das Resultat geprüft. Diesen zwei Operationen wurde eventuell noch eine dritte und vierte angeschlossen. Auf diese Weise suchte ich die verschiedenen Teile des Großhirns in ihren Beziehungen zum Sprechen abzutasten. Die genaue anatomische Untersuchung (Zerlegung des Gehirns in Serienschnitte) im Verein mit der klinischen Beobachtung bildete die Grundlage zu neuen Versuchen, von denen jeder etwa ein Jahr in Anspruch nahm.

Wenn wir hier, ehe wir uns zu den Exstirpationen wenden, über das Sprechen normaler Papageien einige Worte einfügen dürfen und dabei zunächst die Frage erörtern, unter welchen Umständen die Papageien überhaupt die artikulierten Laute vernehmen lassen, um daraus einen Schluß ziehen zu können, wie weit das Sprechen der Tiere der menschlichen Sprache zu vergleichen ist, so wäre zunächst zu konstatieren, daß die Papageien spontan sprechen, ohne daß anscheinend ein äußerer, besonderer Anlaß vorliegt. Dieses Sprechen ist den Spielbewegungen der Tiere an die Seite zu stellen. Wenn sie sich recken, den Kopf hinauf und hinunter wenden, sich auf der Stange nach dieser oder jener Seite drehen, ist es nicht selten zu beobachten, daß sie gleichzeitig ein oder mehrere Worte in verschiedenen Modulationen ertönen lassen; man gewinnt hier den Eindruck, daß der Rhythmus das Wesentliche für die Tiere bildet. Man könnte das Sprechen der Tiere Musikklängen vergleichen, mit denen wir auch keine bestimmten Assoziationen verbinden. In diesen Fällen, in welchen das Sprechen scheinbar spontan erfolgt, kann man doch häufig beobachten, daß dasselbe durch Geräusche, Straßenlärm u. dgl. angeregt worden ist. Außerdem aber ist es unzweifelhaft, daß die Papageien es lernen, bestimmte Worte bei ganz bestimmten Gelegenheiten zu gebrauchen; und zwar sind es erstens bestimmte Hörreize, welche die Veranlassung abgeben; so können die Tiere daran gewöhnt werden, jedesmal wenn sie die Stimme ihnen bekannter Personen hören, ganz bestimmte Worte herauszubringen oder z. B. wenn man klopft, »herein« zu sagen und ähnliches. Zweitens sind es Sehreize, auf welche die Tiere mit bestimmten Worten zu reagieren lernen; z. B. verdeckt man das Bauer, so sagen manche Tiere »gute Nacht«, und sagen »guten Morgen«, wenn man das Bauer enthüllt. Sie rufen verschiedene Personen mit ihrem Namen (bei der Wiedererkennung spielen allerdings oft wohl akustische Reize eine wesentliche Rolle). Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die von den Papageien gesprochenen Worte nur angelernte Reaktionen auf grob sinnliche Eindrücke darstellen. Das Sprechen geht damit nicht über die Leistungen ganz kleiner Kinder hinaus; und wenn wir auch annehmen, daß die Papageien einen gewissen Grad von Bewußtsein besitzen, so kommt dasselbe doch in ihren

Sprechäußerungen nur unwesentlich zum Ausdruck. Auch verstehen die Tiere unsere Worte nicht; und wenn sie öfter richtig darauf reagieren, so werden sie durch die unser Sprechen begleitenden Geberden, durch den Tonfall der Worte u. dgl. zu ihren Sprechreaktionen veranlaßt. Es fehlt den Papageien das, was wir als »Sprachverständnis« bezeichnen, oder ist bei ihnen nur in den allerersten Anfängen vorhanden; jedenfalls in erheblich geringerem Grade, als es bei der Beobachtung gut sprechender Tiere zunächst den Anschein hat.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Erforschung des Wortbildungszentrums; es kam mir bei den Versuchen darauf an, die »motorische Komponente« der Worte zu schädigen, während der »sensorische« Teil des Sprechens, soweit er vorhanden sein mag, vorläufig außer acht gelassen wurde.

Man hätte im voraus glauben können, daß der Papagei, dessen Sprechen oft schon normalerweise von soviel Zufälligkeiten abhängt, nach jedwedem Eingriffe in das Großhirn von nun an ganz aufhören würde zu sprechen, ohne daß man die Berechtigung hätte, dieses Resultat der ausgeführten speziellen Operation zuzuschreiben. Doch erwies sich diese Befürchtung, daß der Eingriff als solcher zum Aufhören des Sprechens führen könnte, als nichtig. Selbst nach schweren Eingriffen fingen die Papageien, vorausgesetzt, daß bestimmte Gehirnstellen von der Exstirpation verschont blieben, wieder wie früher an zu sprechen. Nur nach sehr umfangreichen Operationen, die eine erhebliche Störung verschiedener Funktionen zur Folge hatten und auch das psychische Verhalten der Tiere so schädigten, daß man den Zustand als »Idiotie« bezeichnen mußte, hörten die Papageien ganz auf zu sprechen, ja irgendwelche artikulierte Laute von sich zu geben. Wurden aber von der Operation nur bestimmt umschriebene Großhirnstellen, die zum Sprechen in Beziehung standen, betroffen, so erfolgte auch dann nicht ein vollständiges Aufhören des Sprechens, sondern es traten jetzt nur mehr oder weniger erhebliche Störungen in der Lautbildung ein. Indem die Papageien einige Zeit nach der Operation wieder Versuche machten, die früheren Worte herauszubringen, hing es von dem Orte und der Größe des Eingriffs ab, wie weit sie in ihren Bemühungen gelangten; ob sich die nach der Operation eintretenden Sprechstörungen wieder ganz ausglichen, oder ob dieselben in mehr oder minder erheblicher Weise für die Dauer bestehen blieben. Eine Tendenz zur Besserung war jedenfalls in der ersten Zeit nach der Operation immer bemerkbar, selbst in den Fällen, wo die schließliche Restitution nur eine ganz unvollkommene war. Die Art der Wiedergewinnung der Worte erinnerte durchaus an die Restitution der Bewegungen, welche nach Großhirnverletzungen bei den Säugern und, wie wir noch sehen werden, auch bei den Papageien zu beobachten ist. Der Gebrauch des Fußes als Hand kann für längere Zeit bei den Papageien aufgehoben sein; nach und nach lernt das Tier in vielen Fällen den Fuß wieder zu gebrauchen, indem die Bewegungen allmählich immer mehr vervollkommnet werden, bis die frühere Gebrauchsfähigkeit wieder erreicht ist. Die zum Sprechen nötigen Bewegungsvorgänge sind ja prinzipiell den Körperbewegungen durchaus an die Seite zu stellen; wegen der größeren Feinheit der Regulierung sind aber bei den Sprechbewegungen dauernde Schädigungen viel leichter zu konstatieren, da selbst geringe Störungen der Beobachtung nicht entgehen können.

Es sei zunächst der Verlauf der Sprechstörung und der Wiedergewinnung der Worte, soweit eine solche eintrat, hier geschildert, da sich dieser Vorgang in ähnlicher Weise immer wiederholte. In diesen Fällen, in welchen es zu einer Restitution kam, waren, wie man annehmen muß, das »Sprechzentrum« selbst und die Sprechbahnen nur indirekt oder leicht von der Operation betroffen. Handelte es sich um eine erheblichere

Schädigung dieser Teile, so trat wohl, wie wir später sehen werden, eine gewisse Besserung ein; dieselbe ging aber nicht über die Hervorbringung einiger undeutlicher Laute hinaus, und dieser Zustand blieb für die Dauer bestehen.

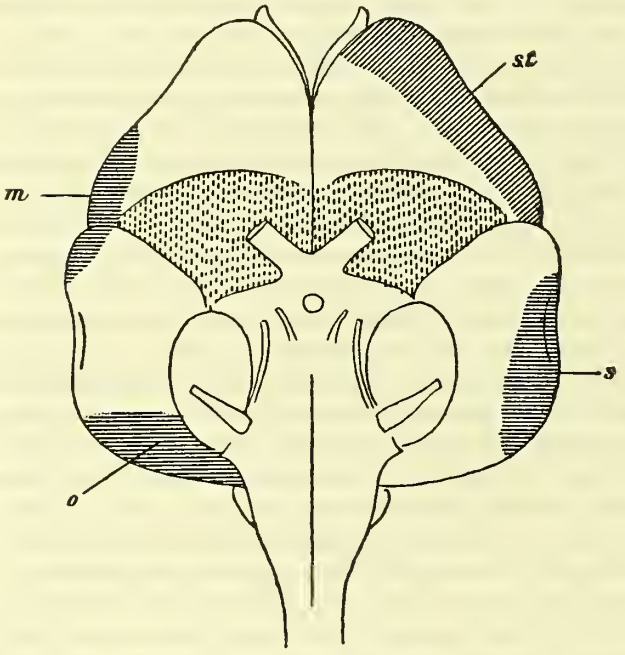
Die Art und Weise, wie die am Großhirn geschädigten Papageien die alten Worte wieder erwarben, erinnerte an die Art, wie junge Papageien oder auch unbegabte, ältere Tiere neue Worte erlernen, während bei begabten Tieren der Vorgang meist schneller vonstatten geht. Häufig ließ sich beobachten, daß der operierte Papagei, bevor er die ersten Wortklänge wieder vernehmen ließ, zu pfeifen begann, wenn er vor der Operation diese Fähigkeit besessen hatte. War der Papagei nach der Operation wieder munter und lebhaft geworden, was nach etwa ein bis drei Wochen der Fall war, so fing er an, die ersten Laute von sich zu geben. Als ich die ersten Versuche am Stirnteil des Großhirns machte, und der Papagei zwei Wochen nach der zweiten Operation noch keinen Laut wieder hatte vernehmen lassen, glaubte ich schon, daß er die Möglichkeit zu sprechen überhaupt verloren hatte, bis ich plötzlich von den ersten, wenn auch unvollkommenen Lauten überrascht wurde. Zwar war zuerst noch nichts von dem Worte selbst zu erkennen. Das erste, was sich feststellen ließ, war der Rhythmus des früher gesprochenen Wortes; aus dem charakteristischen Tonfall konnte, wer den Papagei schon früher hatte sprechen hören, das Wort bald heraus erkennen. Es handelte sich hier um die erste Phase der Wiedergewinnung des Sprechens. Allmählich traten die Vokale auf und wurden von Tag zu Tag deutlicher; und damit war die zweite Phase erreicht. Bald hörten wir auch die Andeutung von Konsonanten, zuerst selten und undeutlich, bald aber häufiger und klarer. Besonders wenn der Papagei erregt war, traten die Worte nunmehr in bestimmter, deutlich artikulierter Form hervor. Die Tiere übten unermüdlich, bis die Worte immer vollkommener wurden und schließlich in vielen Fällen ganz ähnlich wie früher erklangen. Damit war die dritte Phase der Wiedergewinnung des Wortes vollendet. In der ersten und zweiten Phase konnten die Worte meist nur von denen, die den Papagei vor der Operation hatten sprechen hören, wiedererkannt werden, aber schon im Beginn der dritten Phase, als der eine oder der andere Konsonant herausgebracht wurde, wurden die Worte allgemein verständlich.

Von besonderer Wichtigkeit ist es, zu betonen, daß dieser Wiedererwerb der früheren Worte vor sich gehen konnte, ohne daß dem Papagei die Worte von neuem vorgesprochen wurden. Es handelte sich hier um eine rein motorische Störung; die Tiere hatten das Wortklangbild im Gedächtnis, und sie übten solange, bis das gesprochene Wort dem Wortklangbild gleichkam.

Nur längere Sätze und seltener gesprochene Worte mußten dem Papagei von neuem vorgesprochen werden, um ihn zum Wiedererlernen anzuregen. In den leichteren Fällen erfolgte die Wiedergewinnung schneller, und die einzelnen Phasen waren weniger deutlich voneinander zu trennen. War schon das Wiedererlernen der alten Worte erschwert, so mußte natürlich in diesen Fällen, in welchen für den Sprechvorgang wichtige Zentren und Bahnen direkt oder indirekt durch die Operation in Mitleidenschaft gezogen waren, das Neuerlernen von Worten auf noch größere Schwierigkeiten stoßen, bedurfte es doch dazu der feinsten isolierten Bewegungen. Und wenn die Tiere nach längerer Zeit wirklich neue Worte erlernten, so wurden dieselben doch nur unvollkommen herausgebracht und waren weniger gut wie die alten Worte zu verstehen. Auf besondere Eigentümlichkeiten der Sprechstörungen, wie ich sie in einzelnen Fällen beobachtete, und die in manchen Beziehungen an die menschlichen erinnern, komme ich bei der Schilderung der Versuche zurück.

Die ersten Exstirpationsversuche zur Ermittelung des Sprechzentrums führte ich in dem Bereich des Stirnteiles des Großhirns aus. Teils leitete mich dabei der Gedanke, eine Analogie mit den menschlichen Verhältnissen zu suchen; hauptsächlich bestimmten mich aber bei der Wahl der Stelle die von mir gewonnenen Reizungsresultate; es war mir gelungen, von der lateralen Partie des Stirnteils aus isolierte Kiefer- und Zungenbewegungen zu erhalten (s. genaueres S. 68). Die Exstirpation wurde zunächst auf einer Seite in mehr oder minder großer Ausdehnung vorgenommen; sie umfaßte auch die Pars frontalis des Hyperstriatums; s. Textfigg. S. 39 und 56. Das Mesostriatum und die dasselbe umgebenden Faserzüge, die dem Stirnteile dicht benachbart sind, blieben bei dieser Operation unverletzt. Es reichte übrigens aus, wenn man durch einen sagittal verlaufenden Schnitt die lateralste Partie des Stirnteils exzidierte, da dabei die hauptsächlichsten Faserzüge, welche von außen unten in den Stirnteil eintreten, durchschnitten wurden. Es zeigte sich, daß die Tiere nach der einseitigen Operation sehr bald wieder die alten Worte herausbrachten. Nur in den ersten Tagen machte sich eine gewisse Störung bemerkbar, indem die Artikulation weniger deutlich erschien. Ein Unterschied zwischen beiden Seiten war nicht zu beobachten; das Resultat war das gleiche, mochte die linke oder die rechte Seite operiert worden sein. Je mehr die Exstirpation sich dem Kopfe des Mesostriatums näherte, um so länger dauerte, auch ohne daß dieser Großhirnteil direkt betroffen war, die Sprechstörung.

Fig. 5.



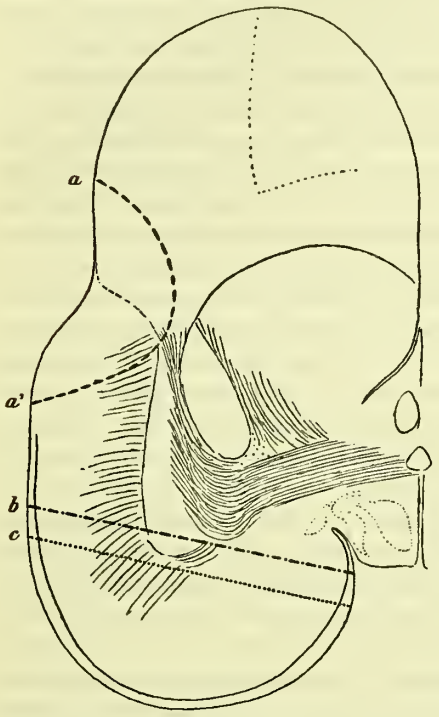
Gehirn von unten
(entsprechend der Abbildung Taf. I Fig. 2).

st Stirnteilexstirpation,
s, *o* } Hinterhauptsteilexstirpationen,
m Sprechbezirkexstirpation.

Die doppelseitige Exstirpation des Stirnteils wurde immer in zwei Zeiten vorgenommen. Nach der zweiten Operation, welche ausgeführt wurde, wenn der Papagei sich von der ersten völlig erholt hatte, d. h. nach 2—3 Wochen, hörte der Papagei zunächst ganz auf zu sprechen; aber nach einiger Zeit — nach etwa zwei Wochen — wurden die ersten Anklänge an die früher gesprochenen Worte wieder vernehmbar; und der Papagei vervollkommnete sich von da an immer mehr, bis er die alten Worte in ähnlicher Weise wie früher hervorbrachte. Allerdings wurde die deutliche Artikulation und Klarheit des Gesprochenen, wenn überhaupt, erst nach Monaten wieder erreicht. Hing schon, wie ich oben betonte, das Ergebnis der einseitigen Operation von der Ausdehnung der Exstirpation

gegen das Mesostriatum hin ab, so war das noch wesentlich mehr der Fall bei der doppelseitigen Operation. Ging die Exstirpation bis nahe an das Mesostriatum heran und war gar eine leichte Schädigung der diesen Großhirnabschnitt umgebenden markhaltigen Nervenzüge erfolgt, so wurden die alten Worte für die Dauer nicht mehr so deutlich wie früher ausgesprochen, nachdem längere Zeit bis zu ihrer Wiedererlernung vergangen war. Das Erlernen neuer Worte stieß jetzt auf Schwierigkeiten; nicht nur daß dieselben den Tieren öfter wie früher vorgesprochen werden mußten, so gelang die Aussprache mancher Worte überhaupt nur unvollkommen. Besonders die Aussprache der Konsonanten war erschwert; dagegen wurden der Rhythmus und die Vokale leichter zum Ausdruck gebracht. Statt Jacko, welches Wort ich einem derartig operierten Papapei monatelang vorsprach, brachte derselbe nur Ja-o oder A-o heraus. Auch »Papagei« lernte ein solches Tier nicht mehr vollkommen sprechen; die P-Laute gelangen ihm nicht.

Fig. 6.



Horizontalschnitt durch das Gehirn (entsprechend der Abbildung Taf. V Fig. 1).

aa' Schnitt zur Exstirpation des Sprechbezirkes,
b Exstirpation des Hinterhauptsteiles mit hinterstem Teile des Epistriatums,
c die gleiche Operation mit Verschonung des Epistriatums.

Nach der doppelseitigen Exstirpation des Stirnteiles — ohne Verletzung des Kopfes des Mesostriatums — war, worauf ich noch hinweisen möchte, nachdem die unmittelbaren Folgen der Operation vorübergegangen waren, keine Charakteränderung bei den Papageien wahrzunehmen. Zuerst schien es zwar, als ob die Tiere jetzt weniger »bissig« wären; doch hing dies nur von der anfänglichen, dann aber vorübergehenden Kieferstörung ab. Das operierte Tier zeigte wieder Eifersucht, wenn ich mich mit anderen, im gleichen Raume befindlichen Tieren beschäftigte; wurde unruhig, als ich vor seinen Augen einen zweiten Papagei tötete, und ließ dabei kläglich klingende, seufzende Laute ertönen. Ebenso schrie das Tier, welches an das Zusammensein mit anderen Papageien gewöhnt war, wenn ich es in einem Raume allein ließ. Auch in seinen Spielbewegungen zeigte sich kein Unterschied gegen früher. Es hatte sich bei diesen Exstirpationen im Bereiche des Stirnteiles ergeben, daß dieser Großhirnteil zum Sprechen in gewissen Beziehungen steht; man konnte sich besonders davon überzeugen, wenn man sah, daß nach selbst ausgiebigen Verletzungen anderer Hirnstellen, wenn Störungen des Sprechens überhaupt auftraten, sie sehr viel schneller vorübergingen. Es wurden, so mußte man annehmen, durch die Operationen im Stirnteile Faserzüge und Ganglienzellen getroffen, welche auf das eigentliche Sprechzentrum einen gewissen Einfluß ausüben; besonders wohl insofern, als sie für das Erlernen neuer Worte von Bedeutung sind. Ich möchte die geschilderten Sprechstörungen nicht allein auf die in-

direkte Schädigung des benachbarten Mesostriatums zurückführen, welches, wie wir gleich sehen werden, von so großer Bedeutung für den Sprechvorgang sich erwies. Wie sich nämlich im Laufe der Untersuchung ergab, war vornehmlich die Verletzung des in der Gegend der sylvischen Furche gelegenen Teiles des Mesostriatums von ausgesprochenen und charakteristischen Störungen für das Sprechen begleitet. Es sei hier zunächst das klinische Bild der ein- und doppelseitigen Verletzung dieser Gegend geschildert. Die operative Schädigung dieses Bezirkes zog wohl auch Störungen der Beinbewegung und des Freßvorganges nach sich; aber erst dann, wenn die Verletzung in erheblicherer Ausdehnung vorgenommen worden war. Um dauernde Sprechstörungen hervorzurufen, reichten schon so geringe, doppelseitige Schädigungen aus, daß andere Funktionsstörungen gar nicht oder nur vorübergehend aufzutreten brauchten. Nach der einseitigen Verletzung stellten sich, gleichviel auf welcher Seite die Operation ausgeführt war, die alten Worte alsbald wieder ein, ohne daß man sie von neuem vorgesprochen hatte. Der Papagei lernte auch neue Worte zu und bot im übrigen keine Veränderung dar. Diese für die Sprechversuche so wichtige Verletzung hatte öfter für die operierten Tiere verhängnisvolle Folgen, indem sich von der anscheinend nicht eingreifenden Verletzung aus eine Erweichung des ganzen Mesostriatums einstellte, der die Tiere nach ganz kurzer Zeit, mitunter schon nach zwei Tagen, unter zunehmenden Lähmungserscheinungen erlagen. Der schließliche Erfolg der doppelseitigen Operation hing davon ab, in welchem Maße die Exstirpation auf beiden Seiten geglückt war; und es ließen sich danach vollkommene und weniger vollkommene Versuche unterscheiden. In den weniger gelungenen Fällen kam es, nachdem längere Zeit erhebliche Sprechstörungen bestanden hatten, wieder zu einer mehr oder minder vollständigen Restitution des Sprechens. Wenn auch in der ersten Zeit nach der zweiten Exstirpation es sich noch nicht genau voraussehen ließ, wie weit die Restitution gehen würde, da sich zu Anfang die operierten Papageien gleich verhielten, so bot sich doch darin ein Anhaltspunkt, daß, wenn die Tiere schon in der zweiten Woche wieder anfingen, Laute von sich zu geben, dies auf den Eintritt einer vollkommeneren Restitution hindeutete.

Wenn die anfänglichen Sprechstörungen allmählich sich wieder ausglichen, handelte es sich gewöhnlich darum, daß die eine Seite vollkommen, die andere unvollkommen operiert war. In der Zeit, in der die unvollkommen operierte Hemisphäre sich erholte, traten die charakteristischen Restitutionserscheinungen auf. Die Art und Weise, in der sich dieselben vollzogen, habe ich bereits oben geschildert; ich konnte daselbst drei Phasen beim Wiedererlernen der Worte unterscheiden; in der ersten Phase hörten wir den Rhythmus des früher gesprochenen Wortes, in der zweiten traten die Vokale wieder auf, und in der dritten kamen nach und nach die Konsonanten wieder zum Vorschein. Doch ließen diese verschiedenen Phasen sich nicht immer deutlich voneinander trennen; sie gingen oft ineinander über, besonders in den leichteren Fällen, in welchen die Restitution sehr schnell erfolgte. Um hier ein Beispiel zu nennen, so fing ein Papagei, welcher nach der zweiten Operation $2\frac{1}{2}$ Wochen lang keinen Laut von sich gegeben hatte, damit an, zunächst einen dreisilbigen Rhythmus mit dem Tone auf der letzten Silbe hervorzubringen, welcher Rhythmus alsbald an das früher gesprochene Wort »Papagei« erinnerte, etwa ä ä äh, ohne daß jedoch ein bestimmter Vokal dabei hervorklang; es waren nur unbestimmbare, knurrende Laute zu hören. Gleichzeitig machte der Papagei eine nickende Kopfbewegung, wie er sie bei der Aussprache dieses Wortes auch früher gezeigt hatte. Die unbestimmten Laute in diesem Rhythmus machten bald darauf bestimmten Vokalen Platz, welche letztere immer deutlicher

wurden, und wir vernahmen jetzt: áa-aa cï, wobei die verschiedenen A-Laute knarrend und stotternd herauskamen. Zwischendurch war schon der eine oder andere Konsonant erschienen, wie pa a ei usw., bis schließlich nach etwa zwei Monaten das Wort ähnlich wie vorher erklang. Aber wenn dem Papagei auch das Aussprechen des Wortes gelang, so erfolgte es doch noch nicht mit solcher Regelmäßigkeit wie früher. Noch manche Unvollkommenheiten, welche an die menschliche Paraphasie erinnerten, waren in der Aussprache zu bemerken. Häufig kam es vor, daß einzelne Silben ausgelassen wurden; der Papagei sagte: Papei oder Pa-gei; oder es wurden auch von anderen Worten stammende Silben oder ganz unverständliche Laute, auch Schreilaute, dazwischen eingeschoben. Es darf dabei jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß man gleiche Wortverstümmelungen und -veränderungen auch ab und zu von normalen Papageien hört, nur daß man sie hier seltener antrifft. Übrigens ergab die vergleichende Beobachtung der Versuchstiere vor und nach der Operation, ob eine Störung vorlag. Die Restitution erstreckte sich nicht gleichzeitig auf alle Worte, die der Papagei früher innegehabt hatte; dieselben kamen vielmehr erst nach und nach wieder zum Vorschein. Gewöhnlich begann der Papagei zunächst mit den Worten, die er vor der Operation am häufigsten gesprochen hatte.

Es war auffallend, daß die geschädigten Papageien, welche ihre Worte nur unvollkommen und unter sichtlicher Anstrengung hervorbrachten, einen besonders großen Drang zum Sprechen zeigten und selbst unter ungünstigen äußeren Bedingungen, unter denen man sie vorher nicht hätte zum Sprechen bringen können, oft stundenlang hintereinander die verstümmelten Laute und Worte hersagten. Dabei hatte man durchaus den Eindruck, daß die Tiere selbst die Mangelhaftigkeit ihrer Aussprache empfanden und dieselbe immer mehr zu verbessern strebten. Häufig konnte man beobachten, daß, wenn es dem Papagei nicht gelang, die Worte, die er früher leicht gesprochen hatte, gut herauszubringen, er unruhig und aufgeregt wurde; auch hier konnte man sich der Empfindung nicht erwehren, daß das Tier im Bewußtsein seiner mißlungenen Versuche ungeduldig geworden war. Doch immer wieder von neuem stellte das Tier seine Sprechversuche an, um bei jedem neuen Mißlingen immer unruhiger und aufgeregter zu werden, bis es schließlich anfängt, zu schreien. Einen ähnlichen Vorgang sah ich bei derartig operierten Tieren sich abspielen, wenn ich ihnen etwas vorsprach und sie es nicht sogleich nachzusprechen vermochten. Es zeigte sich, daß die geschädigten Papageien eher imstande waren, von selbst die ihnen gebliebenen Worte hervorzubringen, als dieselben nachzusprechen. Eine gewisse Aufregung war übrigens für die Tiere oft günstig, um die Wortreste, die sie noch im Besitz hatten, von sich zu geben, und es gelangen ihnen dann manche Worte, die sie in der Ruhe nicht hatten sprechen können; in ähnlicher Weise, wie wir auch normale Tiere, wenn sie aufgeregt sind, häufig deutlicher und besser sprechen hören.

Hatten die geschädigten Papageien nun auch die früheren Worte wieder erworben, so ließ sich doch unschwer ein Unterschied gegen früher insofern erkennen, als dieses und jenes Wort nicht mehr mit derselben Deutlichkeit wie vordem ausgesprochen wurde. Besonders war bei Tieren, welche einen längeren Satz oder ein Lied beherrschten, eine Störung nachzuweisen, indem die Silben der verschiedenen Worte verwechselt, manche Silbe ausgelassen, und die Worte selbst durcheinander geworfen wurden. Dadurch entstand bei unbefangenen Beobachtern, die den Papagei vor den Operationen hatten sprechen hören, der Eindruck, als ob das Tier »seinen Verstand verloren hätte«. Da jedoch die Sätze und Zusammenstellungen von Worten für die Papageien nur als längere Worte aufzufassen sind, so muß man davon absehen, in den beschriebenen Verwechselungen u. dgl. mehr wie eine

motorische Störung zu sehen. Statt »Lot ist tot, Lot ist tot, Jule liegt begraben« hörten wir einen solchen Papagei sagen: »Lot tot, graben«; ferner »Lot Jule begraben« oder »Lot begraben« oder »Lot tot, tot begraben« u. dgl. m. Dabei wurden die einzelnen Worte undeutlicher und schneller als früher gesprochen. Statt »eins zwei drei, hurra!« sagte ein geschädigter Papagei: »eins zwei, hur, hur« oder »eins eins, hur«; dazwischen schaltet er Silben von »Papagei« ein oder er ruft »eins zwei, ĕĕ hehe heré«. Manche Laute wurden seufzend, manche heiser, andere knarrend hervorgebracht; bei anderen wieder wurde man an das menschliche Stottern erinnert. Störungen in dem Hervorbringen von Sätzen u. dgl. treten übrigens schon bei Großhirnschädigungen auf, die fern von dem eigentlichen Sprechbezirke lagen; es genügen eben schon die geringsten Alterationen, wie vorübergehende Zirkulationsstörungen, um den feinen Mechanismus des Sprechvorganges zu schädigen.

Papageien, die eine schwere Schädigung einer ganzen Großhirnhemisphäre durch Durchschneidung der Quer- und Schrägfaserung erlitten hatten und somit nur über eine Hemisphäre verfügten, sprachen nach dem Verlaufe von Wochen wieder die alten, früher am häufigsten gesprochenen Worte; und sie erlernten neue Worte, wenn ich sie mit gut sprechenden Papageien zusammenließ. Doch fiel mir auf, daß sie alles, was sie sprachen, leise, flüsternd, mit wenig deutlicher Artikulation hervorbrachten. Diese halbseitig so schwer geschädigten Tiere gewannen die frühere Lebhaftigkeit nicht wieder; ihr psychisches Verhalten war für die Dauer beeinträchtigt. Es machte dabei keinen Unterschied, ob die linke oder die rechte Hemisphäre von der Operation betroffen war. Am besten noch sprachen diese Tiere, wenn man sie vollständig sich selbst überließ und sich nicht mit ihnen beschäftigte. Wie sie bei ihrer Apathie wenig auf äußere Eindrücke reagierten, so konnte man sie auch nicht zum sofortigen Nachsprechen von Worten bewegen.

In den vollkommensten Versuchen handelte es sich um Papageien, die nach der zweiten Operation für die Dauer kein Wort mehr hervorbringen konnten. Nach der ersten Operation, mochte die linke oder die rechte Seite zunächst operiert sein, hatte der Papagei bald wieder, wie früher, wenigstens die ihm geläufigsten Worte gesprochen. Nach der zweiten Operation hörte man in der ersten Zeit — in den ersten Wochen — gar keine Laute von ihm. Er lernte nicht wieder pfeifen, was in den weniger gut gelungenen Versuchen das erste Zeichen der beginnenden »Restitution« bildete. Nach einigen Wochen erschienen zwar die ersten unverständlichen Laute, wie äe, ĕĕ, öe, äh, iü u. dgl., welche mit sichtlicher Anstrengung und Mühe herausgestoßen wurden; sie klangen kurz, klagend, stöhnend, oft knarrend, quietschend; in den verschiedensten Modulationen, lauter oder leiser, länger oder kürzer, höher oder tiefer. Oft wurden sie schreiend hervorgebracht. Nichts deutete aber mehr auf den Rhythmus früher gesprochener Worte; keine Anklänge an alte, verständliche Laute waren mehr hörbar. Nur Andeutungen von Konsonanten, wie ein P (von »Papagei« her), stellten sich noch ein, so daß man Laute wie Pä, Pĕĕ vernahm. Aber darüber hinaus ging die Vervollkommnung nicht; und keine Ände-

rung fand sich in dem Verhalten des Papageis, als daß die ursprünglich häufigen Schreilaute etwas nachließen. Der Drang, Laute von sich zu geben, war weit mehr als vor der Operation vorhanden; stundenlang hörte man die Tiere üben und immer dieselben unvollkommenen Laute von sich geben.

Bei einem solchen Papagei hatte ich durchaus den Eindruck, daß er die Worte hörte, die man ihm vorsprach, und daß er sie nachsprechen wollte. Wie ich schon oben erwähnte, gerieten solche Papageien bei dem Mißlingen der Versuche in Aufregung; die Aufregung wurde immer größer, bis die Tiere endlich anfingen zu schreien; es schien mir die Unruhe und die Erregung dann besonders groß, wenn man dem Tiere die ihm früher geläufigen Worte vorsprach. Man konnte dieses Manöver öfter hintereinander wiederholen; schließlich jedoch machte das Tier gar nicht erst den Versuch, nachzusprechen, sondern schrie sofort, wenn ich ihm eins der bekannten Worte vorsprach; ebenso auch, wenn ich pfiff, da er dies auch nicht vermochte. Ebenso schrieen diese Tiere, wenn sie andere Tiere gut sprechen hörten.

Bei einem Papagei, welcher vor den Operationen, wenn man klopfte, »herein« mit schnarrendem »r« — etwa: herrr-rein — zu sagen pflegte, konnte man nach den Exstirpationen beobachten, daß er, wenn man jetzt klopfte, die Schreilaute, welche er fast ausschließlich hervorbrachte, derart änderte, daß ein »errr« in denselben vernehmbar wurde, so daß somit eine spurweise Andeutung des früher deutlich gesprochenen Wortes hervortrat. Es zeigte dieser Versuch, daß bei der erheblichen motorischen Sprechstörung das Verstehen der Worte nicht gelitten hatte.

Während für die normalen und, wie ich oben hervorhob, für die unvollkommen operierten Papageien die Aufregung, in die sie geraten, oft günstig war, um Worte oder Wortreste zu finden, war diesen stark geschädigten Papageien die Unruhe und Erregung nicht von Vorteil; diese Tiere brachten die ihnen gebliebenen Laute noch am besten heraus, wenn man sie ganz sich selbst überließ.

Die hier gegebene Schilderung der Sprechstörungen in den vollkommensten Versuchen betrifft Papageien, welche, in die gewohnte Umgebung zurückgebracht, bis auf die Veränderungen des Sprechens nichts Abnormes in ihrem Verhalten darboten. Sie hatten die frühere Lebhaftigkeit wieder erlangt. Ihre Bewegungen waren kaum gestört; sie kletterten munter im Bauer herum und gebrauchten, wie früher, ihre Füße als Hände. Auch

die Nahrungsaufnahme zeigte keine Störungen; die Sonnenblumensamen wurden, wie vorher, geschickt geöffnet, und die Kerne ebenso geschickt herausgeholt. Waren anfangs Sehstörungen durch Schädigung benachbarter Teile des Epistriatums nachzuweisen, so schwanden dieselben entweder einige Zeit nach der Operation oder, wenn vielleicht gewisse Störungen zurückblieben, beeinträchtigten sie nicht das psychische Verhalten der Tiere. Ich habe solche Papageien bis zu etwa 3 Monate nach der letzten Exstirpation beobachtet, ohne daß in dieser Zeit die Tiere in bezug auf das Sprechen irgendwelche Fortschritte gemacht hätten. Statt der früher gesprochenen Worte und Sätze waren kaum Worttrümmer vorhanden; man konnte nur für die Dauer die oben erwähnten undeutlichen, unartikulierten Laute vernehmen.

Meine besondere Aufmerksamkeit hatte ich von Beginn der Untersuchung an der Frage zugewendet, ob in Analogie mit den menschlichen Verhältnissen einer Seite des Großhirns des Papageis ein besonderer Einfluß auf das Sprechen zukäme; und ich möchte, wenngleich ich schon gelegentlich der einzelnen Exstirpationen hierauf eingegangen bin, hier im Zusammenhange noch einmal die Frage erörtern. Da manche Papageien ausschließlich einen bestimmten Fuß[1] als Hand gebrauchen bzw. denselben bevorzugen, so suchte ich festzustellen, ob die auf diesen Fuß wirkende, gegenseitige Großhirnhemisphäre eine überwiegende Bedeutung für das Sprechen besitzt.

Als ein sicheres Ergebnis meiner Untersuchungen läßt sich das Eine hinstellen, daß die Worte, welche der Papagei am häufigsten gebraucht und am meisten geübt hat, von jeder Hemisphäre aus angeregt werden können. Mochte die Exstirpation im Stirnteile oder im Mesostriatum die linke oder die rechte Seite betreffen, der Papagei konnte die alten Worte, ohne daß sie ihm von neuem vorgesprochen wurden, nach einer gewissen, ungefähr gleich langen Zeit wieder hersagen. Nur bei längeren Sätzen, Liedern u. dgl., in denen eine größere Zahl von Worten aufeinander folgte, schien der Anteil einer Hemisphäre zu überwiegen; auch daraus, daß selten gesprochene Worte öfter nach der Exstirpation einer Seite nicht mehr ge-

[1] Nach meinen Erfahrungen pflegen die Tiere den linken Fuß als Hand zu bevorzugen; ich hatte jedoch Tiere, die sich ausschließlich des rechten Fußes bedienten, und endlich auch solche, welche gleichmäßig geschickt und gleich häufig beide Füße als Hände gebrauchten.

sprochen wurden, könnte man wohl folgern, daß auch diese seltener gesprochenen Worte mehr von einer bestimmten Hemisphäre abhängig sind. Doch lassen sich bei der immerhin geringen Anzahl der bisher gelungenen Versuche Zufälligkeiten nicht ganz ausschließen; ist es doch bekannt, daß Papageien manche Worte oft längere Zeit nicht herausbringen, bis man sie plötzlich wieder einmal von ihnen hört, auch ohne daß sie ihnen von neuem vorgesprochen wurden.

Aber wie auch immer durch ausgedehntere Versuchsreihen die angeregten spezielleren Fragen entschieden werden mögen, das Eine steht fest, daß die Papageien viele Worte noch sprechen, gleichviel welche Hemisphäre zuerst operiert worden ist, und daß sie die Fähigkeit dazu erst verlieren, wenn die geeignete Exstirpation auch auf die zweite Hemisphäre ausgedehnt wird. Der Punkt endlich, daß die Papageien, gleichgültig in welcher Hemisphäre die Operation ausgeführt wurde, in kurzer Zeit neue Worte erlernen können, bildet einen ferneren Beweis für die gleichmäßige Funktionstüchtigkeit beider Hemisphären für das Sprechen.

Wenn wir jetzt an der Hand der anatomisch-topographischen Feststellungen eine Übersicht über die verschiedenen Teile des Großhirns geben und der Bedeutung gedenken, die sie für den Sprechakt besitzen, so seien zunächst die Teile hervorgehoben, deren Schädigung einen merklichen Einfluß auf das Sprechen nicht ausübte. Gerade diese Exstirpationen mit negativem Erfolge dienen gleichsam als Kontrollversuche dazu, die Bedeutung der nach unseren Versuchen zum Sprechen in Beziehung stehenden Teile des Großhirns in ein helleres Licht zu setzen. Keinen Einfluß übten aus:

1. Die einseitige wie doppelseitige Verletzung der Wulstseptumfaserung, ebensowenig die Verletzung des Wulstes selbst, von dem die Septumfaserung ihren Ausgang nimmt.

2. Die Unterschneidung und Zerstörung des Hyperstriatums, und zwar des parietalen und occipitalen Teiles dieses Ganglions, während die Schädigung des frontalen Teiles Sprechstörungen bewirkte in ähnlicher Weise, wie sie nach der Exstirpation des Stirnteils des Großhirns auftreten.

3. Selbst umfangreiche Exstirpationen in der Pars occipitalis des Großhirns, auch wenn sie den hinteren Abschnitt des Epistriatums umfaßten, schädigten das Sprechen nur vorübergehend.

Wohl war bei manchen der genannten Eingriffe, sofern sie das psychische Verhalten beeinflußten, indem sie das allgemeine Wohlbefinden der Tiere störten und sie träger und apathischer machten, ein gewisser Einfluß auf das Sprechen nicht zu verkennen; der Papagei war weniger zugänglich, sprach wenig oder gar nicht in der ersten Zeit nach der Operation, ließ sich schwer zum Nachsprechen bewegen, und vielleicht hörte man auch manche Worte nicht mehr von ihm. Aber durch genaue Beobachtung ließ sich doch immer feststellen, daß er ebenso deutlich artikuliert wie früher sprechen und, wenn auch schwieriger, neue Worte zulernen konnte.

Während mithin die hinteren Abschnitte des Großhirns keinen Einfluß auf die motorische Funktion des Sprechaktes ausübten, kamen dafür

folgende Teile in Betracht: der Stirnteil, nach dessen doppelseitiger Exstirpation bei den früher gesprochenen Worten sich Störungen der Artikulation wahrnehmen ließen, und weiter das Erlernen neuer Worte erschwert war. Der Stirnteil dürfte mit seinen Faserzügen und Ganglien zur feineren Regulierung der Sprechbewegungen beitragen. Die wesentlichste Bedeutung für den Sprechakt kommt aber dem Mesostriatum zu, und zwar einem Bezirke, welcher, dicht vor der sylvischen Furche gelegen, die lateralste Partie des Kopfes des Mesostriatums bildet (s. Fig. S. 57, in welcher durch die gestrichelte Linie aa^1 die in Frage kommende Partie abgegrenzt ist; s. auch Fig. S. 56, in der durch *m* die Exstirpationsstelle bezeichnet ist).

Die Exstirpation des wichtigen Bezirkes ließ sich außer vom Stirnteil auch vom Schläfenteil aus erreichen. Hatte man den Schläfenteil freigelegt und die vordere, oberflächliche Partie desselben entfernt, so traf man, wenn man jetzt die Exstirpation genügend weit nach vorn ausdehnte und dabei in die Tiefe ging, die in Betracht kommende Stelle des Mesostriatums. Da man bei der Operation den Bezirk nicht hinlänglich übersehen konnte, so war der glückliche Ausfall der Operation mit vom Zufall abhängig, wenn auch die genaue Kenntnis der anatomischen Verhältnisse viel zum Gelingen beitragen konnte.

Die Analogie mit den menschlichen Verhältnissen ist unverkennbar; der Sprechbezirk ist in seiner Lagebeziehung der Insel zu vergleichen; die Sprechstörungen, die ich schilderte, entsprechen der »motorischen Aphasie« der menschlichen Pathologie.

Bei stärkerer Schädigung des Mesostriatums traten auch Kau- und Freßstörungen auf, die man vermeiden konnte. Trotz der wenig umfangreichen Exstirpation traf man bei der Operation verschiedene Projektions- und Assoziationszüge, da die Operationsstelle den Kreuzungspunkt verschiedener Bahnen bildet, ein Umstand, dem es wohl zuzuschreiben ist, daß man durch die verhältnismäßig geringfügige Operation die erheblichen Sprechstörungen hervorzurufen vermochte. Es handelt sich daselbst, wenn wir den allgemeinen Verlauf charakterisieren, erstens um Nervenzüge, die vom Stirnteil des Großhirns zum Epistriatum verlaufen, ferner um solche, die unter Vermeidung des Epistriatums direkt in die Querfaserung einmünden und alsdann kaudalwärts im »motorischen Felde« zu verfolgen sind; weiter um Züge, die vom Meso- und Hyperstriatum ausgehen, um das Mesostriatum herumziehen, gleichfalls in die Querfaserung gelangen und im »motorischen Felde« zu den unteren Gehirnteilen herabsteigen. Ich glaube, daß gerade diese letzteren Fasern, welche bei den Papageien besonders stark entwickelt sind, für den Sprechakt Bedeutung besitzen. In den großen Ganglien des Thalamus, speziell im Nucleus rotundus, war selbst in den Fällen, wo die Sprechstörung am vollkommensten ausgeprägt war, ein deutlicher Schwund von Ganglienzellen nicht nachzuweisen; anscheinend war die Verletzung des Mesostriatums, die sonst einen Untergang der Zellen im Nucleus rotundus nach sich zu ziehen pflegt, zu gering, um eine weitergehende anatomische Veränderung im Thalamus hervorzurufen.

Es bliebe schließlich noch der vordere untere Abschnitt des Epistriatums in seinen eventuellen Beziehungen zum Sprechakte zu untersuchen. Das Epistriatum zeigt, wie wir schon oben betonten, in bezug auf Zellgröße und -anordnung einen so verschiedenen Bau, daß man nicht annehmen kann, daß das ganze Ganglion allein mit der Sehfunktion

zu tun hat. Da der vordere untere Teil des Epistriatums in dem bei den Papageien besonders gut ausgebildeten Schläfenteile des Großhirns gelegen ist, so lag es nahe, diese Partie in Analogie zu dem sensorischen Sprachzentrum oder zu der Hörsphäre der Säuger (H. Munk) zu bringen und hier das anatomische Substrat für das Wortlautverständnis zu suchen. Berücksichtigt man allerdings das Großhirn anderer sprechender Vögel, wie das der Raben, so mußte man in dieser Ansicht zweifelhaft werden, da den Raben der wohlausgebildete Schläfenteil des Epistriatums vollständig fehlt. Doch war andererseits zu bedenken, daß bei den Papageien das Sprechen zu einer Vollkommenheit sich erhebt, wie wir es bei anderen Vögeln, auch bei den Raben, nicht antreffen. Was weiter daran denken ließ, den vorderen unteren Teil des Epistriatums mit dem Sprechakte in Beziehung zu bringen, war die »Phonation«, welche von der vorderen unteren Partie des Schläfenteils aus regelmäßig durch Reizung mittels schwacher faradischer Ströme zu erhalten war; s. Näheres über die Phonation bei der Schilderung der elektrischen Reizungen des Großhirns S. 71. Ich habe daselbst auch die Frage, von welchem Gebilde dieser Reizerfolg abhängt, berührt; es schien mir das wahrscheinlichste, daß es sich um eine Reizung des vorderen unteren Teiles des Epistriatums handelte, und daß dieser Teil als »Hörsphäre« anzusehen ist, von der aus, sei es auf dem Wege über das Mesostriatum (durch die Assoziationsfasern) oder durch direkt nach unten führende Leitungsbahnen die Phonation hervorgerufen wird. Letzteres in ähnlicher Weise, wie die Augenbewegungen bei den Säugern von der Sehsphäre aus ohne Vermittlung anderer Großhirnteile zu erhalten sind (H. Munk).

Was die Exstirpation des unteren Schläfenteiles mit der betreffenden Epistriatumpartie betrifft, die ja in erster Linie Aufschluß über die Bedeutung geben konnte, so entstanden bei der Operation infolge der tiefen Lage der Teile mehr oder minder erhebliche Nebenverletzungen, so daß ein sicheres Ergebnis über diesen Punkt nicht erzielt werden konnte. Exstirpierte man nur oberflächlich die Stelle, von der aus sich die Phonation erhalten läßt, ohne das Epistriatum selbst zu schädigen, also im wesentlichen das Striatum temporale mit den aus dem Epistriatum kommenden feinen Markfasern nebst der umgebenden Ventrikeldecke, so blieb das Sprechen selbst nach einer doppelseitigen Operation erhalten; auch das Nachsprechen erwies sich nicht gestört, und traten geringe Störungen auf, so gingen sie nach einiger Zeit vorüber.

Die einseitige Exstirpation des ganzen unteren Schläfenpoles hatte, auch wenn sie sehr umfangreich war, wie alle einseitigen Eingriffe, keine dauernden Sprechstörungen zur Folge; vgl. S. 62. Die Dauer derselben hing von der Mitverletzung des Mesostriatums ab. Schwere Sehstörungen auf dem gegenseitigen Auge ließen sich bei dieser Operation nicht vermeiden, da der untere Teil des Epistriatums sich nicht für sich exstirpieren ließ, und andere für das Sehen bedeutungsvolle Teile des Ganglions mitverletzt wurden. Bei der doppelseitigen Operation war das Ergebnis gleichfalls von der Größe der Verletzung abhängig, die das Mesostriatum beiderseits erfuhr. War dieselbe erheblich, so gingen die Tiere regelmäßig unter Freßstörungen in kürzester Zeit zugrunde. Blieben sie am Leben, und zwar dann, wenn ein Mesostriatum weniger stark verletzt war, so hatten sich doch so schwere Störungen des Allgemeinbefindens eingestellt, daß das vollständige Aufhören des Sprechens nicht auf den Ausfall der betreffenden unteren Epistriatumpartie, sondern auf jene allgemeinen Störungen zurückgeführt werden mußte. Außer motorischen Störungen verschiedener Art und Sehstörungen boten diese Tiere auch Schädigungen der Intelligenz und des psychischen Verhaltens dar; sie reagierten in keiner Weise mehr auf Worte, die man zu ihnen sprach; auch die früher gesprochenen Worte machten auf sie keinen Eindruck. Sie versuchten selbst nicht mehr einen Laut hervorzubringen. Nur auf starke Geräusche

schienen sie zu reagieren. Gegenstände, die man ihnen reichte, nahmen sie nicht mehr ab; wohl aber fraßen sie noch von selbst. Spielbewegungen vermißte man fortan ganz bei ihnen; sie drehten sich nicht mehr auf der Stange um, sondern saßen meist ruhig auf derselben. Den Kopf steckten sie dabei häufig nach hinten ins Gefieder und schliefen viel. Die Federn wurden zwar noch ab und zu durch den Schnabel gezogen; aber im ganzen wurde doch das Gefieder vernachlässigt.

Nach alledem bedarf die Frage, inwieweit der vordere untere Teil des Epistriatums etwa »als letzte Endigung der akustischen Fasern« in Betracht kommt, noch weiterer Untersuchung. Eng schließt sich hier die Frage nach den Wegen an, welche die Assoziationen zwischen dem Hören bzw. Sehen der Papageien und den Sprechvorgängen vermitteln. Wie nach unseren Feststellungen zwei Zentren für die Sehempfindungen, eins im Mittelhirn und eins im Großhirn bestehen, so dürfte vielleicht ein gleiches Verhalten für die Hörempfindungen anzunehmen sein; das Großhirnzentrum würde dabei als das jüngere für die höheren Funktionen (ev. für das Wortlautverständnis) in Betracht kommen. Aber auch bei diesem Großhirnzentrum würde es sich um kein »Rindenzentrum« handeln, da die Endigung der eventuellen »Hörfasern« im Striatum stattfindet.

Durch Verwendung der bestsprechenden und intelligentesten Tiere ließe sich eine Vervollkommnung der Versuche in obiger Richtung erwarten. Unsere Aufgabe hatten wir bisher nur darin gesehen, über die motorische Komponente des Sprechvorganges Aufschluß zu erhalten und die Lokalisation der Sprechbewegungen im Großhirn festzustellen.

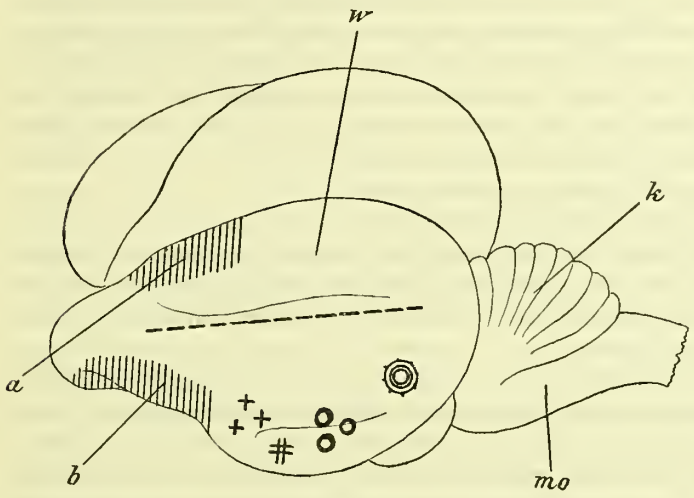
4. Reizversuche des Großhirns.

Nachdem ich bereits früher über die elektrischen Reizungen des Großhirns bei Papageien und anderen Vögeln berichtet habe, ist es seitdem mein Bestreben gewesen, die damals gewonnenen Erfahrungen an der Hand noch größeren Materials weiter zu kontrollieren und zu vervollkommnen. Gelegenheit bot sich dazu, indem ich vor und nach den Exstirpationen Großhirnreizungen anstellte, um gleichzeitig den Einfluß mancher Exstirpationen auf die Reizerfolge kennen zu lernen. Wenn ich auch der Hauptsache nach meine früheren Erfahrungen bestätigen kann, so haben doch die weiteren Untersuchungen ergeben, daß manche der Angaben einer gewissen Einschränkung bedürfen, insbesondere dort, wo ich von Rinde und Rindenfeldern gesprochen habe, da es sich herausgestellt hat, daß eine »Rinde« im Sinne der Säuger nur in sehr geringer Ausdehnung bei den Papageien vorhanden ist. Manche neue Ergebnisse habe ich hinzufügen können, indem es mir gelang, auch vom Schläfenteile des Großhirns aus Reizerfolge zu erhalten; aber gerade diese neueren Versuche haben gezeigt, wie schwierig die Beurteilung der Reizerfolge ist, und welcher Vorsicht es bedarf, um die Resultate der Reizung für die Lokalisation im Großhirn zu verwerten.

Zur Anstellung der Reizversuche wurde bei den Papageien in Äthernarkose der Schädel in geeigneter Ausdehnung trepaniert, die Dura durchtrennt und zurückgeschlagen. Nachdem alsdann die Tiere aus der Narkose erwacht und vollständig munter geworden waren, wurde die Großhirnrinde mit dem faradischen Strome gereizt. Die Elektroden waren mit der sekundären Spirale eines Schlitteninduktoriums verbunden, welches von einem Daniellschen Elemente gespeist wurde. Meist kamen ganz feine bipolare Elektroden zur Anwendung; doch wurde auch mit unipolaren gereizt, ohne daß jedoch dabei, abgesehen von der Möglichkeit, feinere Stellen abzutasten, ein Vorteil sichtbar war.

Von der vorderen Partie des Wulstes aus ließen sich bei den Papageien, ebenso wie auch bei den anderen untersuchten Vögeln, Bewegungen des Beines, des Fußes und der Zehen erhalten, und zwar die Zehenbewegungen meist bei einer geringeren Reizstärke (bei einem Rollenabstande von etwa 120—110^{mm}). Um Bewegungen des Fußes und des ganzen Beines (letztere traten selten auf) zu erzielen, war eine größere Stromstärke oder eine längere Reizungsdauer erforderlich. Meist erfolgte die Zehenbewegung nur auf der der Reizstelle gegenüberliegenden Körperseite; bei erheblicherer Stromstärke, die bei den einzelnen Tieren wechselte, nahmen auch die Zehen der gleichseitigen Körperhälfte an der Bewegung teil, jedoch war diese Bewegung stets weniger ausgiebig und setzte öfter etwas später ein.

Fig. 7.



Gehirn von der Seite (entsprechend der Abbildung Taf. I Fig. 4).

a Reizzone des Wulstes (*w*),
b Reizzone des Stirnteiles,
Phonation,
+ Kiefer- und Zungenbewegungen,
○ Bein-, Fuß- und Flügelbewegungen,
k Kleinhirn,
mo Med. oblongata,
◎ Augenbewegungen.

Zur Erzielung der Flügelbewegung, welche oft beide Flügel gemeinsam, den Flügel der entgegengesetzten Seite allerdings stärker betraf, bedurfte man einer beträchtlicheren Reizgröße als zur erfolgreichen Reizung der Zehen. Auch Augenschluß und Bewegung des Schwanzes nach der der Reizstelle gegenüberliegenden Körperseite konnte man durch Reizung des Wulstes hervorrufen. Je weiter medialwärts man auf dem Wulste reizte, um so leichter war der Reizerfolg zu erzielen, um so ausgiebiger waren die dabei auftretenden Bewegungen. Es gelang nicht mit Sicherheit, bestimmte, abgegrenzte Felder auf dem Wulste für die Bein- (Fuß-, Zehen-) und Flügelbewegungen festzustellen. Sind auch, wie ich nach den Reizungsresultaten annehme, verschiedene Stellen für die verschiedenen Bewegungsformen vorhanden, so wechselt doch die Ausdehnung derselben auf dem Wulste bei den einzelnen Papageien nicht unwesentlich. Überdies kommt nur ein so kleiner Bezirk an der Spitze des Wulstes für die Bein- und Flügelbewegungen überhaupt in Betracht, daß schon daraus die Schwierigkeit einer Abgrenzung von Feldern hervorgeht.

Die elektrischen Erregungen werden vom Wulste aus durch die Septumfaserung, speziell wohl durch den Tractus cortico-septo-spinalis, der von der Spitze des Wulstes entspringt, abwärts geleitet. Wurde dieses Bündel durch einen sagittal von der Spitze des Wulstes nach hinten geführten Schnitt durchtrennt (s. Fig. 3 S. 39), so konnte man von dem Wulste nunmehr selbst bei Verwendung größerer Stromstärke Fuß-, Zehen- und Flügelbewegungen nicht mehr hervorrufen. Wohl aber traten diese Bewegungen noch

auf, wenn man den medialen Teil des durchschnittenen Bündels der Reizung unterwarf. Es ist jetzt auch leicht verständlich, weshalb man, je weiter medialwärts man reizte, einen um so stärkeren Reizerfolg erzielte; es wurden in diesen Fällen die vorderen Bündel der Septumfaserung direkt gereizt.

Von der jenseits der großen Furche gelegenen Partie des vorderen Teiles des Großhirns (s. Fig. 1 S. 11), d. h. von dem Stirnteil aus ließen sich Kiefer- und Zungenbewegungen hervorrufen. Von den Kieferbewegungen, durch die der Schnabel geöffnet und geschlossen wurde, waren häufig Kieferschluß und Kieferöffnung nicht gleichmäßig gut von einer Seite aus zu erhalten. Konnte man beide Bewegungen von einer Seite aus erzielen, so war die Lage der beiden Reizpunkte zueinander stets derart, daß der Reizpunkt für den Kieferschluß weiter nach vorn lag. Die Zungenbewegungen waren am sichersten von möglichst lateralwärts gelegenen Stellen aus zu erzielen; oft erhielt man zugleich Kieferschluß und Vorstrecken der Zunge, niemals dagegen Kieferöffnung zugleich mit einer Zungenbewegung. In manchen Fällen war zu konstatieren, daß Kieferöffnung besser von der einen Seite, Kiefersehluß besser von der anderen Seite zu erhalten war, ohne daß für eine dieser Bewegungen eine bestimmte Seite sich bevorzugt erwies. Die Kieferbewegungen waren im allgemeinen bei einem Rollenabstande von etwa 80^{mm} hervorzurufen, die Zungenbewegungen schon bei einem etwas größeren Rollenabstande.

Nach der Exstirpation eines Stirnteiles mit gleichzeitiger Verletzung des vorderen Teiles des Mesostriatums sah ich, daß, wenn ich jetzt einige Zeit nach der Operation den normalen Stirnteil reizte, eine Bewegung der Zunge nach der der Reizung entgegengesetzten Seite erfolgte. Doch müssen wohl besonders günstige Bedingungen für dieses Verhalten vorhanden sein, da der Versuch nicht immer gelang.

Ebensowenig wie auf dem Wulste, ließen sich am Stirnteile bestimmte Felder für die verschiedenen Bewegungen abgrenzen, da die Reizungsresultate sehr wechselnde bei den untersuchten Tieren waren. Je weiter lateralwärts man reizte, um so sicherer und stärker zeigte sich der Reizerfolg. Es kam das daher, weil die Nervenfasern, die den Reiz aufnehmen, an der lateralen Seite des Stirnteiles gelegen sind. Näherte man die Elektroden der Unterfläche des Stirnteiles, so traten — etwas nach vorn von der Sylvischen Furche — zu den Kieferbewegungen Kopfbewegungen hinzu; der Kopf wurde etwas gebeugt und meist nach der entgegengesetzten Seite gedreht. Doch waren diese Drehungen schwer zu verfolgen, da man den Kopf nur für Augenblicke freilassen konnte.

Um den weiteren Verlauf der die Erregungen vom Stirnteile aus leitenden Nervenbahnen zu ermitteln, führten wir die Reizungen vor und nach bestimmten Exstirpationen und Unterschneidungen aus. Nach einer umfangreichen Erstirpation des Epistriatums und Ausschaltung der Querfaserung wurden vom Stirnteil aus die Zungen- und Kieferbewegungen nicht mehr erhalten, was als ein Anhalt dafür dienen kann, daß die betreffenden Erregungen den Stirnteil mit Nervenfasern verlassen, welche vom Stirnteil aus direkt nach hinten verlaufen und in die Querfaserung einmünden, um von da aus nach abwärts zu gelangen.

Vergleichen wir die Reizerfolge, die sich vom Wulste und vom Stirnteile aus erzielen lassen, so sehen wir, daß vom Wulste aus die Bewegungen der Extremitäten, vom Stirnteile aus die Bewegungen der Kopfmuskulatur, speziell die Kiefer- und Zungenbewegungen, zu erhalten sind. Von beiden Reizstellen aus erfolgen bei vorsichtiger Reizung isolierte Bewegungen, und zwar ist für die Wulstreizung eine bedeutend geringere Reizstärke erforderlich als für die Reizung des Stirnteiles. Wie die anatomische Untersuchung ergab, sind ferner beide Reizungen prinzipiell voneinander verschieden. Bei der Rei-

zung des Wulstes handelt es sich um eine Art »Rindenreizung« bzw. um Reizung von Rindenfasern; bei der Stirnhirnreizung dagegen um eine Reizung des Striatums bzw. der daselbst verlaufenden Nervenbahnen. Je mehr Tiere ich untersuchte, um so mehr stellte es sich heraus, daß sich eine bestimmte Norm für die Reizstärke und für die Ausdehnung der beiden Reizregionen nicht angeben läßt. Bei größerer Ausdehnung der Extremitätenregion waren auch von lateraleren Partien des Wulstes aus Reizerfolge zu erzielen, ebenso wie die Kieferzungenregion bei größerer Ausdehnung mehr medialwärts vorrückte. Aber auch in jeder Reizregion waren die zu erhaltenden Bewegungen bei den verschiedenen Papageien in bezug auf die Reizstärke verschieden; so konnte ich mitunter vom Wulste aus Fuß- und Flügelbewegung bei einer gleich geringen Reizgröße erhalten, während in anderen Fällen der oben erwähnte Unterschied bestand.

Es war, worauf ich schon früher hinwies, eine gewisse Abhängigkeit der Ausdehnung und der Erregbarkeit der Großhirnstellen von der mehr oder minder erheblichen Tätigkeit zu erkennen, welche die Tiere mit den betreffenden (den Gehirnstellen entsprechenden) Muskelgruppen ausüben. Bei den Papageien, welche ausgiebige Bewegungen mit ihren Zehen auszuführen pflegten und den Fuß besonders geschickt als Hand zu benutzen wußten, waren auch die Reizerfolge besonders gut und schon bei einer schwächeren Reizstärke zu erhalten. Bei halbwilden Kakadus waren die Zehen- und Fußbewegungen schwerer zu erhalten, leichter dagegen die Schnabelöffnung, da diese Tiere bei jeder Gelegenheit den Schnabel weit aufsperren und denselben verhältnismäßig mehr gebrauchen. Es sei bei dieser Gelegenheit noch erwähnt, daß, als längere Zeit nach der Exstirpation eines Stirnteiles der andere normale Stirnteil gereizt wurde, auffallend gut von demselben aus die Kiefer- und Zungenbewegungen hervorgerufen werden konnten, gleich als ob dieser Stirnteil die Funktionen des anderen mitübernommen hätte.

Augenbewegungen ließen sich durch Reizung des Hinterhauptsteiles des Großhirns erhalten. Die Reizung gelang nicht immer, teils wohl weil die Reizstellen nicht immer leicht aufzufinden waren, teils weil die Augenbewegungen bei den Papageien wenig ausgiebig und darum schwer zu beobachten sind. Ich erwähnte schon früher, daß man die Augenbewegungen bei anderen Vögeln, wie bei der Ente, viel leichter erhalten kann. Die Bewegung der Augen nach innen konnte ich bei den Papageien niemals bei der Reizung wahrnehmen. Da diese Augenbewegung einen Teil der Akkommodation bildet, diese letztere aber nach unseren Exstirpationsresultaten vom Mittelhirn abhängig ist, so scheint mir dieser negative Reizerfolg eine Bestätigung der Exstirpationsversuche zu bilden. Dagegen konnten wir in manchen Fällen die Bewegung der Augen nach hinten, hinten oben und hinten unten durch Reizung der über dem hinteren Teile des Epistriatums gelegenen Großhirnpartie erzielen (vgl. Fig. 1 S. 11). Dieses Ergebnis spricht, wie ich bereits hervorhob, dafür, daß die Retina mit Ausnahme ihres lateralsten Teiles, »der Schnabelzone«, dem Großhirn (Epistriatum) zugeordnet ist. Die Augenbewegungen beobachtete ich an dem der Reizungsstelle entgegengesetzten Auge. Wieweit das gleichseitige Auge an der Bewegung teilnimmt, darüber müssen weitere Versuche entscheiden.

Die bisher geschilderten Reizerfolge waren die ersten, die ich kennen lernte; es gelang mir nun weiter, auch vom Schläfenteile des Großhirns Bewegungen zu erhalten. Die ersten Versuche dieser Art machte ich bei einem Papagei, bei welchem einige Zeit vorher der vordere Teil des Wulstes mit der Septumfaserung exstirpiert worden war. Ich tastete das Gehirn mit den Elektroden ab, um zu sehen, ob etwa ein anderer Hirnteil für den Wulst vikariierend eingetreten war; und ich glaubte schon, daß das der Fall war, als

ich vom Schläfenteile aus positive Reizerfolge erhielt. Bald jedoch konnte ich mich überzeugen, daß diese Reizerfolge bei jedem normalen Tiere zu erzielen waren, ohne daß man eine Exstirpation vorausgeschickt hatte. Auch leitete mich bei diesen Reizungen der Gedanke, daß vielleicht von der Sehsphäre (Epistriatum) aus außer den Augenbewegungen, die man ja auch bei den Säugern von dort aus erhält, noch andere Körperbewegungen hervorgerufen werden könnten.

Bewegungen des Kopfes, der Kiefer, der Zunge, der Beine, der Flügel sowie die »Phonation« vermochte ich bei der Reizung verschiedener Stellen des Schläfenteiles zu beobachten. Die Bewegungen, die man erhielt, waren meist gröber und ausgiebiger, wenn man sie mit den vom Wulste und Stirnteile aus erzielten Bewegungen verglich. Das ganze Bein wurde gehoben; die Zehen dabei gleichzeitig gespreizt. Mit den Bewegungen des Schnabels waren Kopfdrehungen verbunden, doch mitunter beobachtete ich auch Bewegungen des Fußes für sich oder gar einzelner Zehen. Die Bewegungen betrafen hauptsächlich die gegenseitige Körperhälfte; doch ließen sich schwächere Bewegungen auch in der gleichseitigen Körperhälfte wahrnehmen. Die zur erfolgreichen Reizung notwendige Reizstärke war ziemlich erheblich (etwa 80—70 ^{mm} Rollenabstand); mitunter jedoch geringer (80—90 ^{mm} Rollenabstand). Immer aber bedurfte man zur Erzielung der Fuß- und Flügelbewegungen einer bedeutend größeren Stromstärke als bei der Reizung des Wulstes. Die Bewegungen von Bein und Flügel waren nicht etwa vom Wulste fortgeleitet; der Zwischenraum zwischen dem Wulste und der Reizstelle des Schläfenteiles war unerregbar auch sprach dagegen der oben erwähnte Fall, in welchem nach Durchschneidung der Septumfaserung der Reizerfolg sich in gleicher Weise vom Schläfenteile aus erhalten ließ.

Noch weniger wie auf dem Wulste und dem Stirnteile konnte man am Schläfenteile eine genaue Lokalisation der verschiedenen Reizpunkte feststellen — bis auf die Phonation, welche stets von derselben Stelle aus zu erzielen war. Doch zeigte sich insofern eine Übereinstimmung bei den verschiedenen Reizversuchen, als die Bewegungen der Kiefer, der Zunge und des Kopfes mehr von vorderen, die Bewegungen der Extremitäten mehr von hinteren Stellen des Schläfenteils aus hervorgerufen werden konnten. In der Textfigur S. 67 findet man die Lage der Punkte zueinander, wie sie häufig zu erhalten waren, angegeben. Wenn auch die Reizpunkte für die Kiefer- und Zungenbewegungen im Schläfenteile die unmittelbare Fortsetzung der reizbaren Stirnteilregion bildeten, so daß man jene Reizerfolge in ununterbrochener Linie vom Stirnteile bis über die Sylvische Furche hinaus zu erzielen vermochte, so bestand doch der Unterschied, daß, je weiter man nach hinten die Elektroden aufsetzte, um so mehr die isolierten Bewegungen aufhörten, und dafür die mehr komplizierten Bewegungsformen auftraten.

Von welchen Gebilden, Ganglien oder Faserzügen, gingen nun diese Reizerfolge im Schläfenteile aus? Es konnte sich entweder um eine Reizung des Epistriatums und der von hier ausgehenden Nervenfasern oder um eine Reizung der am Mesostriatum verlaufenden Nervenbahnen handeln; auch eine Reizung des Mesostriatums selbst kam in Frage. Eine sichere Entscheidung darüber war bisher nicht zu erlangen; auf die »Phonation« komme ich gleich genauer zurück. Nach Exstirpation des Epistriatums ließen sich alle Bewegungen durch Reizung der Querfaserung erhalten; dieselbe leitet jedenfalls die Erregungen nach abwärts, gleichviel wo sie ihren Ausgangspunkt im Schläfenteile haben mögen. Da das Mesostriatum von den Reizpunkten des Schläfenteils ziemlich weit entfernt liegt, so sind wir zu der Annahme geneigt, daß das Epistriatum die Erregungen aufnimmt, und halten es weiter für möglich, daß die verschiedenen »Reizergebnisse« als Folgeerscheinungen der durch

die Reizung der »Sehsphäre« hervorgerufenen optischen Eindrücke entstehen, in gleicher Weise, wie die Augenbewegungen bei der Reizung der Sehsphäre der Säuger eintreten. Wenn dem so wäre, so bedürfte es noch der weiteren Forschung, ob die Erregungen vom Epistriatum aus direkt auf zentrifugalen Bahnen oder auf dem Umwege über das Mesostriatum nach abwärts gelangen.

Die Phonation, auf welche ich schon bei der Untersuchung des Sprechens der Papageien (S. 65) aufmerksam gemacht habe, unterscheidet sich von den übrigen Reizerfolgen am Schläfenteil besonders dadurch, daß sie ganz regelmäßig von ein und derselben Stelle erhalten werden konnte. Der Reizpunkt, dessen Lage aus der Figur S. 67 zu ersehen ist, findet sich am vorderen unteren Pol des Schläfenteiles, dort wo derselbe noch von freiem Pallium bedeckt ist. Außerhalb des freien Palliums war die Phonation nicht mehr zu erzielen. Es bedarf zur erfolgreichen Reizung dieses Punktes, welcher den tiefstgelegenen Reizpunkt am Schläfenteile bildet, meist nur einer sehr geringen Reizstärke; es reichten oft schon etwa 120—130^{mm} Rollenabstand aus, während alle übrigen Reizerfolge eine weit größere Reizstärke erfordern. Bei einer erheblicheren Reizgröße waren von dem Punkte aus wohl auch Kiefer- und Zungenbewegungen hervorzurufen; dieselben ließen sich aber von den umgebenden Partien meist noch deutlicher erhalten, während die Phonation auch bei einer größeren Reizstärke nicht von den Nachbargebieten aus zu erzielen war. Bei Reizung der Phonationsstelle, die ungefähr über dem vorderen und unteren Teile des Epistriatums gelegen ist, gaben die Tiere einen deutlich artikulierten kurzen Laut von sich, der einmal einen etwas höheren, ein anderes Mal einen etwas tieferen Klang hatte. Es war ein ähnlicher Laut, wie ihn die Papageien hervorbringen, wenn man sie aufschreckt oder etwa am Flügel reizt. Durch längere oder kürzere Reizung der betreffenden Stelle konnte man einen länger oder kürzer andauernden Ton erzielen. Sooft man auch die Stelle hintereinander reizte, immer wieder erfolgte regelmäßig die »Phonation«. Es handelt sich bei derselben um einen komplizierten Bewegungsvorgang, indem neben den Kehlkopfbewegungen regelmäßig auch eine Atembewegung (Exspiration) durch die Reizung ausgelöst wird. Die Phonation ließ sich im allgemeinen bei demselben Tiere gleichmäßig gut von beiden Hemisphären aus hervorrufen. Je besser und artikulierter der Papagei sprach, um so leichter erfolgte die Lautgebung bei der Reizung der Phonationsstelle, eine um so geringere Reizstärke war erforderlich. Bei Tieren, die keine artikulierten Laute von sich gaben, wie z. B. bei zwei Rosenkakadus, die nur zwitscherten, gelang es weder links noch rechts, die Phonation zu erhalten; auch bei anderen Kakadus, die selten sprachen, konnte man die Phonation nur unter Anwendung größerer Reizstärke hervorrufen.

Sicherlich werden die Erregungen, die zur Phonation führen, in der »Querfaserung« fortgeleitet. Wenn nach Exstirpation des Epistriatums bei direkter Reizung der Querfaserung es wohl zu Bein- und Kieferbewegungen kam, die Phonation aber nicht gelang, so ist das wohl darauf zurückzuführen, daß nur wenige Fasern, die schwer zu treffen sind, den Reiz kaudalwärts leiten. Fragen wir jetzt, wo wir die Aufnahmestätte der zur Phonation führenden Erregungen suchen sollen, so kommt die Ventrikeldecke, welche die Reizstelle überdeckt, nicht in Betracht. Nicht nur daß dieselbe der nervösen Elemente (Nervenfasern) entbehrt, so wird auch der Phonationslaut noch deutlicher nach ihrer Entfernung und erscheint bei geringerer Reizstärke, wenn man die Elektroden an gleicher Stelle direkt auf das Striatum aufsetzt. Daß durch Reizung eines bestimmten Teiles des Epistriatums selbst, entweder durch Reizung der Zellen oder der daselbst entspringenden Nervenfasern, der Phonationston hervorgebracht wird, dafür spricht, daß derselbe schon bei so geringer

Reizstärke erscheint, daß man eine Fernreizung des Mesostriatums oder der dasselbe umgebenden Nervenzüge, was noch in Betracht käme, nicht annehmen kann. Ferner fällt für die Reizung des Epistriatums ins Gewicht, daß die Reizstelle eine so konstante und zirkumskripte ist. Handelt es sich aber um die Reizung einer bestimmten Partie des Epistriatums, so liegt es, unter Berücksichtigung der im Kapitel über das Sprechen der Papageien angeführten Momente (S. 65) am nächsten, daselbst das Hörzentrum — die letzte Endigung der Akustikusfasern — anzunehmen, von wo aus sei es auf dem Wege über das Mesostriatum, sei es durch direkt kaudalwärts führende Leitungsbahnen die »Phonation« zustande kommt. Man hätte noch daran denken können, daß die Phonation von der Sehsphäre des Epistriatums aus als Reaktion auf die durch die Reizung hervorgerufenen Gesichtseindrücke erfolgte, in ähnlicher Weise, wie ich es bei den anderen Reizerfolgen des Schläfenteiles für möglich erachtete (s. S. 70). Alsdann wäre aber nicht einzusehen, weswegen die Phonation regelmäßig nur von der einen zirkumskripten Stelle aus zu erhalten war, die doch nur einem bestimmten Teile der Retina entspräche; gaben doch die Tiere Laute in gleicher Weise von sich, mochte man bei der Prüfung des Gesichtsfeldes diese oder jene Stelle der Retina treffen, und war doch andererseits nach unserer Annahme eine Projektion der verschiedenen Teile der Retina auf das Epistriatum vorhanden.

Zum Schlusse sei hier noch ein Fall angeführt, welcher zeigt, wie großer Vorsicht und Kritik es bei der Beurteilung der Reizerfolge und ihrer Verwertung für die Lokalisation bedarf: Nach einer sehr umfangreichen Exstirpation einer Hemisphäre (mit Durchschneidung der Schräg- und Querfaserung) ließ sich vom Wulste dieser Seite aus einige Wochen nach der Operation nicht nur wie gewöhnlich ein positiver Reizerfolg in bezug auf die Bein- und Flügelbewegung auf der Gegenseite erhalten; sondern es traten von der gleichen Reizstelle aus auch noch Kiefer- und Zungenbewegungen und die »Phonation« auf; und dazu bei einer außergewöhnlich geringen Reizstärke, bei einer Reizstärke, bei der Zehenbewegungen sonst bei einem normalen Tiere vom Wulste aus nicht zu erhalten sind. Daß die Erregungen in diesem Falle ausschließlich in der Septumfaserung abwärts geleitet wurden, ergab das Verhalten nach der Durchschneidung dieser Faserung; alsdann ließen sich die genannten Reizerfolge vom Wulste aus nicht mehr hervorrufen. Es kann hier nicht die Rede davon sein, daß etwa der Wulst für die exstirpierten Teile vikarierend eingetreten war. Es waren hier vielmehr, so muß man annehmen, durch die umfängliche Exstirpation besonders günstige Bedingungen zur Fortleitung der Erregungen nach den verschiedenen Stellen der unteren Gehirnteile geschaffen.

5. Bewegung und Empfindung.

Ehe ich mich zu den Störungen der Bewegung und Empfindung und ihrer Lokalisation im Großhirn wende, seien hier einige Bemerkungen über das Verhalten dieser Funktionen und ihre Prüfung bei normalen Papageien vorausgeschickt:

Die Störungen der Bewegung ließen sich besonders gut am Beine und Fuße der Papageien beobachten. Reicht man den Tieren einen etwas größeren Gegenstand, z. B. ein Stück Mohrrübe, in den Schnabel, so greifen sie alsbald mit einem Fuße nach dem Stück, um jetzt, während die Zehen es umfassen, Stückchen für Stückchen davon abbeißen zu können. Das verkleinerte Stück wird immer von neuem geschickt von den Zehen wieder umfaßt, bis das ganze Stück verzehrt ist. Dieser ganze Vorgang, welchen ich als »Fuß-

Schnabelversuch« bezeichne, ist, wie ich feststellen konnte, vom Gesichtssinn unabhängig. Blinde Papageien (deren Augenlider durch Nähte verschlossen sind), pflegen die geschilderten Bewegungen ebenso geschickt wie sehende Papageien auszuführen. Nur daß blinde Papageien immer wieder durch äußere Reize zur Wiederholung der einzelnen Bewegungen angeregt werden müssen. Gab ich einem blinden Papagei ein Stück Mohrrübe in den Schnabel, so griff derselbe sofort mit einem Fuße danach, gleich wie das sehende Tier. Statt jetzt aber immer von neuem den Fuß zum Schnabel zu führen, um abbeißen zu können, ließ er den Fuß, der das Stück umfaßt hielt, herabsinken, und erst, wenn man den Fuß drückte oder reizte, hob er ihn zum Schnabel, biß ein Stück ab, ließ aber darauf den Fuß samt der Mohrrübe wieder herabsinken, bis derselbe von neuem gereizt wurde.

Diese Fuß-Schnabelbewegung, bei welcher die Tätigkeit des Fußes und des Schnabels ineinander greift, wird von den Papageien in so gleichmäßiger Art und Weise von früh auf ausgeführt, daß sie den Eindruck einer »reflektorischen Bewegung« hervorruft.

Eine andere Art der Bewegung des Beines beobachten wir, wenn der Papagei den Fuß nicht zum Schnabel führt, sondern mit demselben nach Gegenständen greift, die man höher oder tiefer dem Tiere nähert. Diese Bewegungen, welche unter der Kontrolle des Gesichtssinnes des Papageis vor sich gehen, werde ich im folgenden als »Greifversuch« bezeichnen. Weiter kam die Bewegung der Beine und Füße beim Klettern zur Beobachtung. Besonders wenn die Tiere langsam am Bauer herumklettern, sind geringe Störungen auch dann schon wahrzunehmen, wenn der Fuß-Schnabelversuch noch keine auffallenden Störungen darbietet. Klettert das Tier dagegen schnell am gewohnten Bauer herum, so treten etwaige Störungen weniger hervor.

Auch gewisse reflektorische Bewegungen lassen sich am Fuße und an den Zehen konstatieren. Streicht man bei dem auf der Stange sitzenden Papagei vorsichtig über die vorderen zwei Zehen hin, so werden dieselben gestreckt; streicht man stärker oder bis zum Fuß hinauf, so wird der Fuß ein wenig von der Stange abgehoben, einen Augenblick frei in der Luft gehalten und alsdann wieder wie vorher aufgesetzt.

Die Bewegungen der Flügel und ihre Störungen waren bei den Tieren weniger gut zu beobachten, da die zahmen Papageien die Flügel im Bauer nur wenig gebrauchen; besser gelang es bei jungen Kakadus, die noch nicht lange in Gefangenschaft waren und bei der geringsten Gelegenheit, wenn man sie aufscheuchte, die Flügel ausbreiteten. Die Sensibilität war gut an den Füßen und Flügeln zu prüfen. Das Berührungsgefühl ist namentlich an den Flügeln der Papageien außerordentlich fein ausgebildet; schon die zartesten Berührungen werden wahrgenommen und mit Abwehrbewegungen beantwortet. Die Vergleichung beider Seiten zeigt dabei, ob auf einer Seite eine Herabsetzung des Gefühls besteht. Die mitunter auftretende Ausbreitung eines Flügels oder beider Flügel nach der Berührung eines Flügels ist wohl als eine »reflektorische« Bewegung aufzufassen. Meist dreht der Papagei, wenn man den vorderen Teil eines Flügels berührt, den Kopf, eventuell auch den Oberkörper, nach der Seite der Berührung, während die Berührung des hinteren Teiles des Flügels oder der Schwanzfedern meist eine vollständige Umdrehung des Tieres nach dieser Seite zur Folge hat. Selten greift der Papagei nach der berührten Stelle mit dem Schnabel, um die betreffende Feder durch den Schnabel zu ziehen. Häufiger kann man eine derartige genauere Lokalisation der Berührungs- oder Druckempfindung an den Füßen und Zehen des Papageis erreichen. Wenn man eine Stelle eines Fußes oder eine der Zehen berührt oder drückt, greifen manche Papageien mit dem Schnabel nach der betreffenden Stelle.

Die Störungen des Lagegefühls waren leicht zu erkennen; sie traten schon hervor, wenn der Papagei ruhig auf der Stange saß. Man sah ihn die Zehen falsch aufsetzen — statt zwei vorn, zwei hinten setzte er z. B. drei Zehen vorn, eine hinten auf —; man sah ferner das Bein vor der Stange herunterhängen, ohne daß das Tier diese fehlerhafte Stellung korrigierte.

Die Prüfung der Sensibilität wurde am besten bei verschlossenen Augen der Tiere ausgeführt, da bei dem großen Gesichtsfelde derselben man sonst nicht leicht entscheiden konnte, ob die Umdrehung auf die Berührung oder auf einen Gesichtseindruck hin erfolgte.

Es seien bei dieser Gelegenheit einige Worte über das Verhalten blinder Papageien beigefügt: die Augenlider wurden mit zwei oder drei Knopfnähten vernäht, alsdann mit einer dünnen Schicht Watte bedeckt und die Watte mittels Kollodiums befestigt. Meist blieben die Augen auf diese Weise etwa 1 bis $1\frac{1}{2}$ Wochen verschlossen; dann gelang es den Tieren, nach wiederholten Versuchen, mit den Füßen den Verband zu lockern.

Im Gegensatze zu vielen anderen Vögeln, die ich untersuchte, wissen sich die meisten Papageien, nachdem die Augen verschlossen sind, sofort im Bauer zu orientieren; sie suchen gleich die Stange auf, gehen an die Futternäpfe, um zu fressen, klettern hinauf und herunter und lernen auch, wenn man sie in ein anderes, ihnen unbekanntes Bauer setzt, die neuen Verhältnisse schnell kennen. Ihre Bewegungen sind allerdings, namentlich in der ersten Zeit, sehr bedächtig und ruhig. Zuerst putzen sie ihre Federn nicht, so daß ihre Flügel bald ein struppiges Aussehen erhalten; aber nach einiger Zeit tritt auch hier eine Änderung ein; sie fangen wieder an, ihre Federn wie früher durch den Schnabel zu ziehen. Sprechende blinde Papageien sprechen weniger als vorher. Je intelligenter der Papagei ist, um so lebhafter und munterer zeigt er sich, und um so schneller orientiert er sich in der Blindheit. Das Klettern erfolgt weniger geschickt, da die Tiere dabei der Augenkontrolle bedürfen. Der »Fußschnabelversuch« wird dagegen, wie ich schon erwähnte, ebenso geschickt wie vorher ausgeführt.

Die Störungen der Bewegung und Empfindung hatte ich zuerst bei Papageien beobachtet, denen ich eine ganze Großhirnhemisphäre exstirpierte. Bei diesen Tieren war nach der Operation in der gegenseitigen Körperhälfte eine vollständige Lähmung aufgetreten. Die Tiere konnten nicht auf der Stange sitzen, aber auch auf dem Boden verloren sie leicht das Gleichgewicht und fielen nach der gelähmten Seite hin um; sie standen meist mit der gelähmten Seite an die Wand gelehnt. Die Zehen des gelähmten Fußes waren eingeschlagen; Bewegungen wurden mit dem Beine fast gar nicht ausgeführt. Die Störungen der Flügelbewegung traten hervor, wenn man die Tiere aufscheuchte. Während dabei der eine der exstirpierten Hemisphäre gleichseitige Flügel wie vorher ausgebreitet wurde, nahm der andere an der Bewegung nur in unbedeutendem Umfange teil; nur eine Andeutung von Mitbewegung war erkennbar. Leider nahmen die Tiere keine Nahrung zu sich, tranken auch nicht, so daß sie nach wenigen (3 bis 5) Tagen zugrunde gingen (trotz künstlicher Zufuhr von Milch). In dieser kurzen Zeit, die sie lebten, war eine sichtliche Besserung der Lähmung nicht erfolgt.

Als wir jetzt dazu übergingen, Teilexstirpationen vorzunehmen und damit begannen, größere Abschnitte einer Großhirnhemisphäre zu exstirpieren, stellte es sich zunächst heraus, daß im Anschluß an die Operation, gleichviel, wo die umfangreiche Exstirpation vorgenommen war, anfangs schwere Störungen der Bewegung und Empfindung in der gegenseitigen Körperhälfte eintraten. Exstirpierten wir z. B. durch einen Horizontalschnitt die ganze obere Partie der linken Großhirnhemisphäre, nämlich einen Teil des

Stirnhirns, die Wulstregion und die angrenzenden lateralen Partien, so bot sich uns anfangs folgendes Bild dar: die auftretenden Störungen betrafen die rechte Körperhälfte und waren besonders an Flügel und Bein deutlich zu erkennen. Das rechte Bein und der rechte Fuß wurden schlecht und ungeschickt bewegt. Abgesehen davon, daß der Fuß nicht zum Schnabel geführt werden konnte, wie es vor der Operation geschah, wurde die Stange, auf der der Papagei alsbald nach der Operation zu sitzen vermochte, von dem rechten Fuße nur mit unbedeutender Kraft festgehalten. Hob das Tier den linken Fuß in die Höhe, so verlor es leicht das Gleichgewicht, da der rechte nicht hinreichend fest die Stange zu umklammern vermochte. Die Störungen, die am rechten Flügel zur Beobachtung kamen, bestanden darin, daß der Flügel nicht mehr gleichmäßig mit dem anderen Flügel bewegt und ausgebreitet wurde. Scheuchte man das Tier auf, so trat diese Asymmetrie in der Flügelausbreitung deutlich hervor. Die bestehende Störung machte sich weiter bemerkbar, wenn das Tier die Flügel wieder einzuziehen suchte. Während der linke Flügel mit Kraft und Schnelligkeit seinen Platz an der Seite des Tieres erreichte, verharrte der rechte ausgebreitete Flügel noch einige Zeit in dieser Stellung, und man konnte erkennen, daß es dem Tiere große Schwierigkeiten machte, den gelähmten Flügel wieder in seine gewöhnliche Lage zurückzubringen. Aber auch nachdem dies gelungen war, sah man, daß der Flügel weniger dicht dem Körper sich angelegt hatte als der linke. Versuchte man die Flügel vom Körper mit einem Stabe abzuziehen und auszubreiten, so gelang dies leicht mit dem geschädigten rechten Flügel, während man bei dem linken auf erheblichen Widerstand stieß. Mit diesen Störungen der Bewegung waren gleichzeitig Störungen der Empfindung verbunden; alle Empfindungsqualitäten waren herabgesetzt. Berührte man oder drückte man leicht den rechten Fuß oder seine Zehen, so reagierte das Tier nicht; erst bei stärkerem Drucke wurde der Fuß weggezogen, nachdem das Tier sichtlich Schmerz empfunden hatte. Dagegen hatte bei dem linken Fuße schon eine geringfügige Berührung das Wegziehen und Hochheben des Fußes zur Folge. Die Empfindlichkeit war auch an dem rechten Flügel verändert. Berührte man diesen Flügel vorsichtig und suchte man ihn, ohne das Tier im ganzen zu erschüttern, vom Körper abzuziehen, so wehrte sich das Tier zunächst dagegen nicht, während beim linken Flügel dieser Versuch alsbald Abwehrbewegungen hervorrief; erst bei stärkerem Druck traten solche Bewegungen auch beim rechten Flügel ein. Auch die Lageempfindung dieser Körperteile, des Beines und Flügels, hatte gelitten. Besonders am Beine ließ sich dieser Verlust gut demonstrieren. Wenn der Papagei auf der Stange saß, konnte man das rechte Bein von der Stange wegnehmen und in verschiedene Stellungen bringen, ohne daß Abwehrbewegungen erfolgten. Ließ man es vor der Stange herunterhängen, so verging einige Zeit, bis das Tier eine Änderung bewirkte. Ein Vergleich mit dem anderen Beine, bei welchem diese Versuche unausführbar waren, bestätigte das abweichende Verhalten des geschädigten Beines. Bei dem Bemühen, den herunterhängenden Fuß wieder auf die Stange zu bringen, griff das Tier erst mehrmals vorbei, ehe es ihm gelang, dieselbe sicher zu fassen. Auch die Art und Weise, wie der Fuß aufgesetzt wurde, war zu beachten. Während normalerweise die Stange von dem Fuße in der Weise festgehalten wird, daß die zwei mittleren Zehen nach vorn, die zwei äußeren nach hinten hinübergreifen, fand sich bei dem geschädigten Fuße ein ganz wechselndes Verhalten; bald sah man zwei, bald drei Zehen vorn, ohne daß eine Regelmäßigkeit bestand. Kletterte das Tier am Drahtkäfige in die Höhe, so bereitete ihm das Zugreifen mit dem geschädigten Fuße sichtlich Schwierigkeiten; es griff häufig vorbei und zwischen den Drahtstäben hindurch; hatte es alsdann mit dem Fuße glücklich zwei Drahtstäbe umfaßt, so

konnte man nicht selten beobachten, daß das Tier infolge mangelnder motorischer Kraft dieses Fußes an den Drahtstäben herunterglitt.

Von Tag zu Tag machte sich bei den beschriebenen, im Anschluß an die Operation entstandenen Störungen, zu denen übrigens auch Sehstörungen gehörten, eine Besserung bemerkbar. Es kam zu einer Wiederherstellung der geschädigten Funktionen; die Besserung nahm dabei so schnell zu, daß die wesentlichsten Folgen der Operation sich nach etwa drei Wochen fast ganz zurückgebildet hatten, und nur bei aufmerksamer Beobachtung sich vielleicht noch ein Rest der ursprünglichen Störungen erkennen ließ. Dabei sei erwähnt, daß die Störungen der Flügelbewegung sich weit schneller ausglichen als die Störungen des geschädigten Beines.

Die Besserung, die in dem vorliegenden Fall eintrat, war unabhängig von der normalen rechten Großhirnhemisphäre; als wir nachträglich diese operierten, hatte die Operation keinen Einfluß auf die durch die erste Operation geschädigten und später gebesserten Funktionen der rechten Körperhälfte. Auf die Ursachen der Restitution nach Großhirnoperationen bin ich schon in der Einleitung (S. 33) eingegangen; was ich daselbst ausgeführt habe, gilt besonders von der Restitution der Bewegungen, welche bei der dortigen Betrachtung auch den Ausgangspunkt gebildet hat. Wenn aber auch, wie wir sahen, nach jeder Operation ein Teil der anfänglichen Störungen sich ausglich, so zeigte es sich doch im Laufe der Untersuchungen, daß nach der Exstirpation mancher Teile des Großhirns gewisse Störungen der Bewegung und Empfindung für die Dauer bestehen blieben.

Weiter in der Erkenntnis der Lokalisation der Bewegung und Empfindung im Großhirn zu kommen, gelang uns erst, als wir daran gingen, kleinere Teilexstirpationen vorzunehmen und entsprechend den anatomischen Ergebnissen einzelne Nervenbahnen und Abteilungen des Großhirns in ihrem Einfluß auf jene Funktionen untersuchten.

Zunächst nahm dabei der »Wulst« mit der von ihm ausgehenden Septumfaserung unsere Aufmerksamkeit in Anspruch, da durch die elektrische Reizung sich von dieser Partie des Großhirns aus isolierte Bein-, Fuß- und Flügelbewegungen schon bei geringer Reizstärke erhalten ließen, und man daraus auf engere Beziehungen dieses Teiles zu den Extremitäten schließen konnte. Überdies schienen uns die von der Spitze des Wulstes entspringenden Nervenfasern auch ihrem Verlaufe nach der Pyramidenbahn der Säuger vergleichbar zu sein. Wir haben nun sowohl die Septumfaserung an ihrem Übergange zum Wulste (s. Fig. 4 S. 46) mittels eines an der Grenze des Wulstes verlaufenden sagittalen Schnittes durchschnitten, als auch den Wulst selbst exstirpiert. Beide Operationen hatten ungefähr das gleiche Resultat zur Folge. Führte man die Operationen mehr in der vorderen Wulstpartie aus, so traten weder Freß- noch Sprech- noch Sehstörungen, auch nur zeitweilig, auf, auch wenn die Operation doppelseitig zur Ausführung kam. Bei meinen ersten Versuchen waren stärkere motorische und sensible Störungen in der gegenseitigen Körperhälfte entstanden; je vollkommener jedoch später die Operationen gelangen, um so geringere Störungen waren in der Folge zu bemerken. Aber selbst wenn die Operation mit großer Sorgfalt unternommen wurde, und unangenehme Zufälle, wie Blutung in den Ventrikel, ausblieben, konnte man doch gewisse Störungen in der Bewegungs- und Empfindungssphäre konstatieren, die sich allerdings nach kurzer Zeit zurückbildeten; ebenso waren übrigens auch die stärkeren Störungen wieder zurückgegangen, die ich im Anschluß an meine ersten unvollkommeneren Versuche beobachtet hatte. In den reinsten Fällen waren an dem gegenseitigen Fuße geringe Lagegefühlsstörungen in den ersten Tagen nachweisbar, kenntlich an der falschen Stellung der Zehen, während der Papagei auf der Stange saß; auch beim Klettern machte sich diese Störung

bemerkbar, indem das Tier weniger sicher die Drahtstäbe des Käfigs umfaßte. Ein geringes Zittern des Beines trat auf, wenn der Papagei mit dem Fuß einen ihm gereichten Gegenstand ergreifen wollte. Der »Fußschnabelversuch« (s. S. 72) konnte gleich nach der Operation wieder ausgeführt werden, wenn sich auch dabei eine leichte Ataxie des Beines in den ersten Tagen zeigte. Auch bei verschlossenen Augen ging dieser Versuch alsbald gut vonstatten, ein Beweis, daß zu seiner Ausführung auch nach der Exstirpation die Kontrolle der Augen nicht notwendig war. Die Berührungsempfindlichkeit der Flügel wie auch des Fußes war nur in den ersten zwei Tagen nach der Operation etwas herabgesetzt. Die Rückbildung der leichten Störungen hing nicht von dem vikariierenden Eintreten der normalen Hemisphäre ab; denn nachdem man eine gleiche Exstirpation hier vorgenommen hatte, blieb die eingetretene Besserung des erst geschädigten Beines bestehen, und es traten nicht wieder die anfänglichen Störungen ein.

Da die Wulstregion, worauf ich schon hinwies (S. 17), die einzige Stelle am Großhirn ist, welche als »Rinde« in Betracht kommt, so mag hier betont sein, daß die Exstirpation dieser Partie, auch die doppelseitige, keinen sichtlichen Einfluß auf die psychische Tätigkeit der Papageien ausübte; die Tiere zeigten dasselbe Verhalten wie früher; ihr Wesen gegenüber der Umgebung war nicht verändert. So sehen wir denn, daß nach der Schädigung der Septumfaserung, speziell der die elektrischen Reize für die Extremitäten abwärts leitenden Nervenfasern, keine erhebliche und nur vorübergehende Bewegungsstörungen auftreten. — Nach der Durchschneidung des hinteren Teiles der Septumfaserung, wozu in erster Linie der Tractus »cortico-habenularis« (s. S. 23) gehört, waren unbedeutende und schnell vorübergehende Sehstörungen zu bemerken, die wohl auf die indirekte Schädigung der Sehsphäre zurückgeführt werden müssen.

Das Hyperstriatum, dem wir uns jetzt zuwenden wollen, steht bei seiner großen Längsausdehnung zu verschiedenen Hirnteilen in Beziehung. Die Pars frontalis, welche bei der Exstirpation des Stirnteiles des Großhirns mitbetroffen wird, kommt bei den Freß- und Sprechstörungen in Betracht. Hier handelt es sich um die Bedeutung der Pars parietalis und occipitalis für die Bewegung und Empfindung. Die Schädigung des Hyperstriatums wurde entweder mittels einer umfassenden Exstirpation erzielt, indem man durch einen Horizontalschnitt die Konvexität einer Hemisphäre samt dem Wulste in mehr oder minder großer Ausdehnung abtrug; oder es wurde durch einen Horizontalschnitt das Ganglion unterschnitten, indem man das Messer lateralwärts und unterhalb von der Wulstfurche in horizontaler Richtung in das Gehirn einstach, ohne jedoch bis zum Ventrikel vorzudringen, und weiter in horizontaler Richtung nach hinten zu den Schnitt verlängerte; vgl. Fig. 4 S. 46, in welcher die Schnittführung durch die gestrichelte Linie (*b*) markiert ist. Da auf diese Weise die große Vene an der Oberfläche des Gehirns geschont, und die Eröffnung des Ventrikels vermieden wurde, so waren die indirekten Störungen erheblich geringer als bei der betreffenden Exstirpation. Allerdings war auch die Unterschneidung keine ungefährliche Operation, indem dieselbe mitunter zu einer unstillbaren arteriellen Blutung und dadurch zum Tode der Tiere führte. Bei der Operation wurde die gesamte, zu dem Hyperstriatum hinziehende Faserung durchschnitten; ebenso die vom Mesostriatum her zum Wulste verlaufenden Fasern, während die vom Wulste ausgehende Septumfaserung erhalten blieb. Die nach der Unterschneidung des Hyperstriatums auftretenden Störungen der Bewegung und Empfindung waren den nach der Exstirpation des Wulstes beobachteten Folgeerscheinungen ähnlich; jedoch von Anfang an erheblicher und von längerer Dauer. In den ersten Tagen nach der Operation wurde der gegenseitige Fuß gar nicht als Hand gebraucht; aber schon

nach drei bis vier Tagen machte der Papagei die ersten Versuche in dieser Richtung, die ihm zuerst noch nicht vollkommen, aber bald wieder wie früher gelangen. Auch bei verschlossenen Augen wurde der Fuß-Schnabelversuch bald sicher ausgeführt. Nur die beim Klettern auftretenden Störungen, die in einem leichteren Abgleiten und in einem weniger sicheren Zufassen des geschädigten Fußes zu erkennen waren, blieben länger (etwa zwei bis vier Wochen) bestehen. In der Flügelbewegung war in der ersten Zeit eine geringe Störung in dem Sinne, wie ich sie oben (S. 75) beschrieben habe, wahrzunehmen. Was die Sensibilität betrifft, so war nur in der ersten Zeit nach der Operation die Berührungsempfindlichkeit an Flügel und Bein herabgesetzt; und geringe Lagegefühlsstörungen ließen sich ebenfalls kurze Zeit beobachten. Die Lokalisation der Tastempfindungen blieb erhalten; drückte ich die Zehen oder den Fuß an irgendeiner Stelle, so griff der Papagei nach dieser Stelle mit dem Schnabel; nur in den ersten Tagen nach der Operation wurde öfter die gedrückte Stelle nicht richtig getroffen. So hätten wir denn bisher keine dauernden Folgeerscheinungen nach der Schädigung des Hyperstriatums kennen gelernt. Auch die Störungen, welche nach der umfassenden Exstirpation auftreten, waren, wenngleich sie anfangs erheblich stärker sich herausstellten als nach der Unterschneidung, doch nach einiger Zeit wieder ganz zurückgegangen. Die beobachteten anfänglichen Störungen reichten aber bei weitem nicht aus, um die Bedeutung eines so mächtigen Ganglions, wie es das Hyperstriatum ist, zu erschöpfen, um so weniger, als diese Störungen sicherlich zum großen Teil als »indirekte« (S. 33) zu deuten waren und auf den »nervösen Fernwirkungen« auf die tieferen Gehirnteile beruhten. Im Verlaufe der weiteren Untersuchung gelang es uns nun, eine dauernde Folgeerscheinung der Hyperstriatumverletzung in den nach der Operation auftretenden Drehstörungen aufzufinden; die operierten Tiere drehten sich fortan ausschließlich nach der Laesionsseite oder bevorzugten die Umdrehung nach dieser Seite, besonders wenn der Gesichtssinn durch Verschließung der Augen ausgeschaltet war. Ich komme auf diese Drehstörungen, die noch von anderen Einflüssen abhängig sind, in einem besonderen Kapitel (S. 90) zurück.

Die Verletzung des Hyperstriatums (Pars parietalis et occipitalis) rief — das sei noch beiläufig erwähnt — weder Freß- noch Sprechstörungen hervor. Wenn die Exstirpation die Pars occipitalis betraf, traten vorübergehend Sehstörungen in dem gegenseitigen Auge ein, die wohl auf die indirekte Schädigung des Epistriatums zu beziehen waren.

Im Gegensatze zu den bisher besprochenen Exstirpationen hatten Schädigungen, die das Mesostriatum betrafen, dauernde Störungen in der motorischen und sensiblen Sphäre zur Folge. Wegen seiner tiefen Lage innerhalb des Großhirns war es nicht möglich, das Mesostriatum für sich anzugreifen oder gar dasselbe vollständig zu exstirpieren. Da gleichzeitig bei den betreffenden Operationen andere wichtige Hirnteile mit geschädigt wurden, so galt es hier, die für das Mesostriatum charakteristischen Störungen auszusondern, wobei besonders die Trennung der Funktionen des Meso- und Epistriatums Schwierigkeiten machte. Die mannigfach variierten Exstirpationen führten jedoch auch hier zu wahrscheinlichen Ergebnissen.

Die Ausfallserscheinungen, die wir beobachteten, waren in ihrem Charakter und in ihrem Umfange von der Stelle und der Ausdehnung der Verletzung des Mesostriatums abhängig, wie es schon die anatomische Betrachtung dieses Großhirnteiles mit seinen ver-

schiedenen Abteilungen und den mannigfach dasselbe durchziehenden Faserzügen erwarten ließ. Die anfänglichen Störungen waren auch hier immer viel erheblicher als die, welche dauernd zurückblieben. Was die Schädigungen der Extremitäten, besonders der Beine, betrifft, denen wir hier vornehmlich unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen, so zeigte sich nach einer leichten Verletzung des Kopfes des Mesostriatums vom Stirnteile aus eine Bewegungsstörung des gegenseitigen Beines, die wir als Ataxie bezeichnen können. Der Fuß wurde zwar noch zum Schnabel geführt, um ein daselbst befindliches größeres Stück Mohrrübe abzunehmen, aber nicht, wie es normalerweise geschieht, in einer schnellen, glatten Bewegung, sondern unter Zittern und Schwanken. Besonders auch, wenn der Papagei mit diesem Fuße nach einem Gegenstande, den wir ihm reichten, hingriff, machte sich dieses Schwanken bemerkbar. In anderen, schwereren Fällen brachte das Tier den Fuß gar nicht in die Höhe; es hob ihn wohl ein wenig von der Stange ab, ließ ihn jedoch alsbald wieder zurücksinken, ohne ihn zum Schnabel zu führen. Statt dessen benutzte es jetzt den anderen Fuß, auch wenn es denselben früher nicht in dieser Weise zu gebrauchen pflegte. Das Klettern am Drahtkäfige machte dem Papagei sichtlich Schwierigkeiten; das geschädigte Bein wurde unter Aufwendung größerer Kraft nachgezogen. Auch beim Hinauf- und Heruntersteigen von der Stange bemerkte man die Störungen, wenngleich dieselben bei den gewohnten Bewegungen weniger auffällig hervortraten. Blieben auch die Störungen nicht in dem Umfange, wie wir sie anfangs beobachteten, bestehen, so verloren sich dieselben doch nie vollständig; besonders nach den schwereren Schädigungen des Mesostriatums war die Beschränkung der Bewegungen für die Dauer in charakteristischer Weise zu konstatieren; das Fehlen der Fuß-Schnabelbewegung oder die starke Beeinträchtigung derselben war stets ein deutliches Zeichen der schweren Verletzung des Mesostriatums.

Die Störungen der Sensibilität waren nach den Exstirpationen, die den Kopf des Mesostriatums betrafen, nur gering; die Lagegefühlsstörungen, die anfangs eintraten, gingen meist vollständig zurück; und auch der Unterschied der Berührungs-, Druck- und Schmerzempfindlichkeit, der sich gegenüber der normalen Seite am Fuß und Flügel feststellen ließ, ging mit der Zeit verloren.

Während nach der Exstirpation des Wulstes und nach der Unterschneidung des Hyperstriatums der oben (S. 73) geschilderte Fuß- und Zehenreflex keine wesentliche Änderung darbot, war derselbe nach einer schwereren Schädigung des Mesostriatums nicht zu konstatieren. Strich ich mit einem Gegenstande über die Zehen des auf der Stange sitzenden Papageis, so wurden die Zehen nicht, wie es normalerweise geschieht, gestreckt, und der Fuß von der Stange abgehoben, sondern Fuß und Zehen reagierten entweder gar nicht auf den Reiz, oder es bedurfte eines stärkeren Druckes, um eine Andeutung der Reflexbewegung zu erhalten.

War der hintere und vordere Teil des Mesostriatums, der Körper und Kopf desselben, zugleich von der Exstirpation betroffen, wobei gleichzeitig auch das Epistriatum und die Querfaserung erheblich mitgeschädigt wurden, so trat im Anschluß an die einseitige Operation eine schwere Lähmung der Bewegung und Empfindung in der gegenseitigen Körperhälfte ein; das Bild derselben glich ungefähr dem oben (S. 75) geschilderten Symptomenbilde, wie wir es zunächst nach jeder umfangreichen Exstirpation im Großhirn beobachten. Während aber nach vielen Eingriffen, wie auch in dem oben (S. 75) erwähnten Falle, die Störungen ganz oder fast vollkommen zurückgingen, da sie im wesentlichen indirekter Natur waren und größtenteils auf der »nervösen Fernwirkung« (S. 33) beruhten,

blieben dieselben in mehr oder minder großem Umfange bestehen, sobald das Mesostriatum von der Operation mitbetroffen wurde. Der »Fuß-Schnabelversuch« und der »Fußgreifversuch« waren auf der geschädigten Seite für die Dauer nicht mehr ausführbar. Die anfänglichen Lagegefühlsstörungen gingen zum größten Teile zurück. Wenn der Papagei auf der Stange saß, wurden der Fuß und die Zehen mehrere Wochen nach der Operation wieder in normaler Weise aufgesetzt; nur beim Klettern machten sich die ursprünglichen Störungen (die fehlerhafte Stellung der Zehen u. dgl.) ab und zu bemerkbar. Dauernde und erheblichere Störungen des Lagegefühls traten erst hervor, wenn niedere Gehirnteile (Mittelhirn) geschädigt wurden. Bildeten sich aber auch die Lagegefühlsstörungen nach der Schädigung des Mesostriatums fast ganz zurück, so blieben doch die Druckempfindungen gegenüber der normalen Seite für die Dauer gestört.

Nach den doppelseitigen Verletzungen des Mesostriatums standen die Freßstörungen im Vordergrunde. War der Kopf des Mesostriatums vom Stirnteile aus auf beiden Seiten erheblich geschädigt, so gingen die Tiere in spätestens 14 Tagen nach der zweiten Operation zugrunde; eine genaue Beobachtung der Bein- und Fußstörungen war wegen der Hinfälligkeit der Tiere in dieser Zeit nicht möglich. Die Tiere kletterten nur mit Mühe, da sie den Schnabel nur unvollkommen gebrauchen konnten, und auch die Bewegung der Beine mit großer Kraftanstrengung verbunden war.

War der hintere und vordere Teil des Mesostriatums beiderseits vom Schläfenteile aus (mit gleichzeitiger Verletzung des Epistriatums) geschädigt, so hingen die Folgen von der Ausdehnung der beiderseitigen Verletzungen ab. Zustände von erheblicher Bewegungsbeschränkung bis zu einer fast vollständigen Bewegungslosigkeit wurden nach diesen Operationen beobachtet. In den schwersten Fällen gingen die Tiere schon 3—4 Tage nach der zweiten Operation zugrunde; sie zeigten in diesen Tagen fast keine spontanen Bewegungen mehr; sie griffen nicht mehr nach Gegenständen, die man ihnen reichte; das Futter ließen sie unberührt. Wohl aber waren, worauf ich schon oben (S. 42) bei der Untersuchung des Sehens hinwies, die Akkommodationserscheinungen bei diesen Tieren noch zu konstatieren; dazu gesellten sich als Mitbewegungen ein spurweises Öffnen des Schnabels und eine geringe Drehung des Kopfes nach der Richtung des genäherten Gegenstandes.

Die Tiere korrigierten gewöhnlich die abnormen Stellungen nicht, in die man sie brachte; sie standen meist auf dem Boden des Käfigs breitbeinig, mit etwas herabhängenden Flügeln. Man konnte die Zunge aus dem Schnabel herausziehen und den Finger in den Schnabel hineinstecken, ohne daß die Tiere eine Abwehrbewegung machten. Kniff man die Zehen stark, so gaben die Tiere einen Quietschlaut von sich und wandten den Kopf ein wenig dem Fuße zu, dessen Zehen man gedrückt hatte. Stellte man die Tiere auf einen Tisch und überließ sie sich selbst, so verharrten sie ruhig in jeder Lage; nur manchmal drehten sie den Kopf mal nach rechts, mal nach links, auch mal nach unten. Darüber hinaus beobachtete man keine spontane Bewegungen. Nur in den ersten zwei Tagen nach der Operation machten sie, wenn man sie künstlich füttern wollte, Abwehrbewegungen mit den Füßen und Flügeln, welche letztere sie ausbreiteten. Die Tiere hatten noch Gesichtsempfindungen; aber sie konnten dieselben, wie wir an anderer Stelle (S. 44) ausführten, nicht in Bewegung umsetzen, da viele motorische Zentren unterhalb des Mesostriatums nach Zerstörung des motorischen Großhirnzentrums ihre Funktionsfähigkeit eingebüßt hatten. Da die Tiere schon frühzeitig zugrunde gingen, konnte man nicht entscheiden, wie viele der Störungen etwa als »indirekte« zu deuten waren und auf »den nervösen Fernwirkungen« beruhten.

In den Fällen, in denen das eine oder das andere Mesostriatum weniger stark geschädigt war, ließen sich nach der zweiten Operation noch mehr spontane Bewegungen konstatieren. Besonders wenn das zuerst operierte Mesostriatum wieder teilweise funktionsfähig geworden war, sah man den Papagei bald nach der zweiten Operation von der Stange herunter und wieder hinaufgehen; der dem gebesserten Mesostriatum entsprechende, gegenseitige Fuß wurde z. B. an den Querdraht des Käfigs gebracht, alsdann wieder auf die Stange zurückgeführt. Auch sah ich einen derartig operierten Papagei, den ich vor das Bauer gestellt hatte, wieder von selbst in dasselbe hineingehen. Was aber alle diese Fälle gemeinsam hatten, das war das Fehlen der spontanen Nahrungsaufnahme sowie das Fehlen des Zugreifens und des Fressens der den Tieren in den Schnabel gesteckten Nahrungsstücke.

Nach etwa einer Woche hörten auch bei diesen Tieren die ihnen noch gebliebenen spontanen Bewegungen auf, und sie verhielten sich dann wie die oben geschilderten Tiere, welche gleich von Anfang an das geringste Maß von Bewegungen gezeigt hatten. Trotz der zweimal am Tage erfolgenden künstlichen Nahrungszufuhr, die vorzugsweise in der Zuführung von Milch bestand, gingen sie spätestens 14 Tage nach der zweiten Operation zugrunde.

Wenn auch durch die Reizung der Septumfaserung von der vorderen Partie des Wulstes aus (s. S. 67) eine Bewegung beider Beine bzw. Füße hervorgerufen werden konnte, und zwar eine stärkere des gegenseitigen, eine schwächere des gleichseitigen Beines, und wenn dasselbe auch bei der Reizung des Schläfenteiles der Fall war, so hatte doch die einseitige Exstirpation sei es der Septumfaserung, sei es des Mesostriatums Bewegungsstörungen ausschließlich auf der Gegenseite ergeben. Auch hing, wenn in den isolierten Bewegungen des Beines nach einiger Zeit eine Besserung der anfänglichen Störungen sich einstellte, dieselbe nicht von dem vikariierenden Eintreten der normalen Hemisphäre ab; denn ließ man in dieser eine gleichartige Operation folgen, so änderte sich dadurch nichts an dem Verhalten des erst geschädigten und dann gebesserten Beines. Die nach der ersten Operation eingetretene Besserung war im wesentlichen auf die oben (S. 33) hervorgehobenen Momente, besonders auf den Ausgleich der »nervösen Fernwirkungen« zurückzuführen. Kam es aber auch zu einer Besserung der anfänglichen Störungen, so blieben doch immer nach den Verletzungen des Mesostriatums dauernde Störungen in der motorischen und sensiblen Sphäre zurück. Traten diese Störungen bei manchen Bewegungsvorgängen (Fressen, Sprechen) nach der einseitigen Operation nur vorübergehend hervor, so lag das daran, daß für diese Funktionen ein Mesostriatum im allgemeinen ausreichte, und erst nach einer doppelseitigen Exstirpation schwere, dauernde Störungen sich geltend machten.

Das Mesostriatum erwies sich nicht gleichwertig in seinen verschiedenen Teilen; ließen sich aber auch wegen der engen Nachbarschaft keine isolierten Störungen erzielen, so waren doch bestimmte Funktionsstörungen nach der einen Exstirpation mehr vorherrschend, als nach der anderen. Bei der Verletzung des hinteren Teiles (des Körpers) des Mesostriatums überwogen die sensiblen Störungen; bei der Verletzung des vorderen Teiles (des Kopfes) traten die motorischen Störungen in den Vordergrund. Schon bei der anatomischen Übersicht hatten wir die Aufmerksamkeit darauf gelenkt,

daß die der Schrägfaserung angehörigen zentripetalen Bahnen hauptsächlich im hinteren Teile des Mesostriatums verlaufen.

Was die Sensibilitätsstörungen betrifft, so handelte es sich hier, nachdem die anfänglichen, beträchtlicheren Störungen zurückgegangen waren, um eine dauernde Herabsetzung der Druck- und Schmerzempfindung in der gegenseitigen Körperhälfte; die Lokalisation war gestört oder aufgehoben; dagegen glichen sich die ursprünglich erheblichen Lagegefühlsstörungen zum größten Teil wieder aus[1]; dieselben traten erst dauernd und in stärkerem Grade nach der Schädigung tieferer Gehirnteile hervor. War der hintere Teil (der Körper) des Mesostriatums geschädigt, so konnte der »Fuß-Schnabelversuch« noch gut ausgeführt werden, bei offenen sowohl wie bei verschlossenen Augen. Auch bei verschlossenen Augen war keine Ataxie vorhanden; und es war weiter bemerkenswert, daß der Versuch ohne sichtliche Beschränkung ausgeführt werden konnte, wenn auch die Sensibilität des betreffenden Fußes deutliche Störungen zeigte, und erst stärkeres Drücken und Kneifen eine Abwehrbewegung hervorrief. Erst wenn der Kopf des Mesostriatums lädiert war, boten sich im gegenseitigen Beine motorische Störungen dar, die von leichter Ataxie und Koordinationsstörung bis zu ausgesprochenen Lähmungserscheinungen sich erstreckten. Auch der Kopf des Mesostriatums selbst erwies sich nicht gleichartig in bezug auf die Funktion. Bei der Schädigung des vorderen oberen Teiles traten mehr die Störungen des gegenseitigen Beines und Fußes hervor, während bei der Verletzung des vorderen unteren Teiles die Funktionsstörungen des Sprechens und Fressens überwogen.

Die Größe des Mesostriatums und seine Bedeutung für die Bewegungsvorgänge ist nicht bei allen Vögeln dieselbe, worauf ich schon bei der Besprechung des Mittelhirnsehens (S. 52) hinwies. Je kleiner dieser Großhirnteil ist, eine um so größere Selbständigkeit besitzen die tieferen Teile des Gehirns; wir sehen daher auch, daß manche Vögel (Tauben, Bussarde u. a.) die vollständige doppelseitige Großhirnexstirpation ertragen, während die Papageien daran zugrunde gehen. Allen Vögeln ist es aber gemeinsam, daß nach der doppelseitigen Zerstörung bzw. Schädigung des Mesostriatums die Freßbewegungen und die selbständige Nahrungsaufnahme auf-

[1] Besonders bei den Prinzipal-Stellungen und -Bewegungen waren die Lagegefühlsstörungen alsbald nicht mehr nachzuweisen, während sie bei den isolierten Bewegungen noch ab und zu sichtbar wurden.

hört. Was die übrigen Bewegungen betrifft, so bleiben nach den Exstirpationen des Mesostriatums bei den verschiedenen Vögeln ganz verschiedene Bewegungsformen zurück; den Bussarden z. B. bleibt nach der doppelseitigen Großhirnexstirpation der Greifreflex mit dem Fuße erhalten (Schrader). Die Papageien sahen wir dagegen nach doppelseitigen schweren Verletzungen des Mesostriatums fast sämtlicher Bewegungen verlustig gehen. Schon ganz geringe doppelseitige Schädigungen des Kopfes des Mesostriatums reichen aus, um dauernde schwere Sprechstörungen hervorzurufen; etwas erheblichere führen zu Freßstörungen. Sind die Schädigungen noch größer, so hören auch die isolierten Bewegungen der Beine auf, und es bleiben nur noch manche Kopfbewegungen und eine gewisse Möglichkeit der Lokomotion zurück, welche letztere nur eines wenigstens teilweise erhaltenen Mesostriatums bedarf. Doch gingen die Tiere, welche nur über eine so geringe Bewegungsfähigkeit verfügten, in kürzester Zeit zugrunde, auch wenn ihnen hinreichende Nahrung künstlich zugeführt wurde.

Das Mesostriatum bildet mithin das wichtigste Großhirnzentrum für die Bewegung und Empfindung. Ohne dasselbe können auch die übrigen Großhirnteile nicht funktionieren, ebenso wie auch, bei den Papageien wenigstens, viele tiefere motorische Zentren von demselben abhängig sind. Dieser großen Bedeutung entsprechen auch die zahlreichen Verbindungen, welche das Mesostriatum mit anderen Gehirnteilen verknüpfen. Weiter ist hier auf die tiefgreifenden Veränderungen hinzuweisen, welche die Ganglien des Thalamus nach Schädigungen des Mesostriatums regelmäßig erfahren, und welche besonders in dem größten Ganglion des Thalamus, in dem Nucleus rotundus, zum Ausdruck kommen. In den leichteren Fällen ließen sich daselbst nur Zellveränderungen mittels der Nißlschen Methode konstatieren; in den schwereren Fällen trat ein Untergang der Zellen ein, so daß mitunter in dem großen Ganglion keine normale Zelle mehr sichtbar war.

In mehreren Fällen, in welchen nach einer einseitigen Verletzung des Mesostriatums vom Stirnteile aus einzig und allein eine deutliche Funktionsstörung des gegenseitigen Beines zurückgeblieben war — indem das Bein entweder gar nicht mehr oder nur unter großer Anstrengung (Ataxie) zum Schnabel geführt werden konnte —, wies die Untersuchung des Nucleus rotundus einen Zelluntergang auf. Außerdem zeigte der Nervenzug, welcher zunächst am äußeren Umfange des Kopfes des Mesostriatums verläuft, dann in die »Querfaserung« mündet, in derselben sich mit dem gleichen Zuge der anderen Seite kreuzt, um schließlich abwärts zu ziehen, eine deutliche Degeneration seiner Fasern. Ob dieser »gekreuzte« Zug, welcher besonders bei den Papageien entwickelt ist (vgl. den anatomischen Teil S. 25), für die Beinbewegung oder für die Freß- und Sprechbewegungen von Bedeu-

tung ist, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. Denn wenn auch der Freßakt in den genannten Fällen nicht gestört war, so konnte das daran liegen, daß das eine intakte Mesostriatum für diese Funktion ausreichte. Da der »gekreuzte Zug« bei anderen Vogelarten, die den Fuß nicht in so hervorragender Weise wie die Papageien gebrauchen, weniger entwickelt ist, so könnte man daraus folgern, daß derselbe für die feineren Bewegungen der Beine in Betracht kommt. Die Untersuchung und Vergleichung bestimmter Nervenzüge bei verschiedenen Vögeln dürfte hier zu weiteren Ergebnissen führen.

Über die Funktion des N. rotundus Thalami vgl. weiter den Schluß der »Freßstörungen« (S. 90) sowie das Kapitel über die Sprechstörungen (S. 64).

6. Die Nahrungsaufnahme und ihre Störungen.

Die Freßstörungen stehen bei vielen Exstirpationen so sehr im Vordergrunde der Erscheinungen, daß es gerechtfertigt erscheint, dieselben einer gesonderten Betrachtung zu unterwerfen.

Es ist eine bekannte, wiederholt festgestellte Tatsache, daß Tauben nach einer doppelseitigen Großhirnexstirpation sich nicht mehr selbständig ernähren können und deswegen, wenn man sie nicht künstlich füttert, bald zugrunde gehen. H. Munk[1] hat nach beiderseitiger Exstirpation des Corpus striatum, wobei nur die Ventrikeldecken erhalten blieben, bei Tauben Störungen der Nahrungsaufnahme gefunden: »Die Tiere pickten nach der Nahrung und trafen dieselbe sehr gut, aber sie gewannen dieselbe nie, weil die zur Aufnahme erforderlichen weiteren Bewegungen (Schnabelöffnung und Zungenbewegungen) nicht rechtzeitig sich anschlossen oder überhaupt unterblieben: sie mußten wie großhirnlose Tauben künstlich ernährt werden.«

Nach Schrader scheint die Unfähigkeit von Vögeln (und Säugetieren), selbständig zu fressen, Ausfallserscheinung zu sein bei Verlust des ganzen Großhirns. Bei kleineren Verletzungen ist sie nach ihm als Hemmungserscheinung anzusehen, so bei einem jungen Falken, welcher nach doppelseitiger Verletzung des Stirnteiles des Großhirns motorisch aphagisch war.

Edinger hat, sich anlehnend an seine anatomischen Untersuchungen (Feststellung eines Nervenzuges aus der Gegend des Mesostriatums zur Medulla Oblongata), des ferneren sich stützend auf die Schraderschen Experimente, im wesentlichen aber auf Grund meiner früher veröffentlichten Versuche die Vermutung ausgesprochen, daß dem ventralen Mesostriatum eine wichtige Beziehung zum Freßakte zukommt.

Gehen wir jetzt zu unseren eigenen Untersuchungen über, und betrachten wir zunächst die normale Nahrungsaufnahme bei einem Papagei, der auf der Stange vor dem Futternapfe sitzt, so sehen wir, daß in dem Augenblicke, wo das Tier, um zu fressen, Kopf und Schnabel zum Futternapf herunterbeugt, die Pupillen beider Augen sich verengen, die Augen selbst etwas nach innen gehen, und gleichzeitig eine geringe Öffnung des Schnabels stattfindet. Der Akkommodationsvorgang, den wir hier beobachten, dient zur Aufsuchung der gewünschten Nahrung. — Nachdem der Papagei mit nunmehr ganz geöffnetem Schnabel die Nahrung — sagen wir einen bestimmten, ins Auge gefaßten Sonnenblumensamen — ergriffen hat, beginnt das eigentliche Fressen; durch geschickte Bewegungen von Zunge und Kiefer wird der Same geöffnet, der Kern herausgeholt und, während die Schale fallen gelassen wird, der Kern allmählich zerkleinert und heruntergeschluckt.

[1] H. Munk, Über die Funktionen der Corpora striata. Comptes rendus der achten Sitzung des internationalen medizinischen Kongresses. Kopenhagen 1884.

Sind dem Tiere die Augen verschlossen, so spielt sich der Vorgang in ganz ähnlicher Weise ab; nur daß der Papagei zunächst den Futternapf sucht und den Kopf nach verschiedenen Stellen herunterbeugt, ehe er die gewünschte Nahrung gefunden hat.

Man muß demnach bei der normalen Nahrungsaufnahme sowie bei den Störungen derselben zwei Phasen auseinanderhalten: die eine Phase, bei welcher es sich um das Ergreifen der Nahrung handelt, wird durch den Gesichtssinn eingeleitet und angeregt; der Geruchssinn, mit welchem man bei anderen Tieren noch zu rechnen hat, spielt bei den Papageien eine untergeordnete Rolle. Nur der Gefühlssinn käme bei blinden Tieren noch in Frage. Die zweite Phase umfaßt den eigentlichen Freßakt, der mit dem Augenblicke beginnt, wo der Papagei die Nahrung mit dem Schnabel ergriffen hat. Die Störungen der ersten Phase können mithin optischer oder motorischer Natur sein, während bei den Störungen der zweiten Phase es sich ausschließlich um motorische und sensible Störungen handeln kann.

Selbst die feinsten, motorischen Störungen der zweiten Phase des Fressens sind leicht zu erkennen, da das Öffnen und Verzehren der Sonnenblumensamen so geschickte Bewegungen des Schnabels und der Zunge erfordert, daß selbst geringe Schädigungen der Beobachtung nicht entgehen können.

Das Sehen, welches für die erste Phase des Freßaktes in Betracht kommt, ist, wie unsere Untersuchungen über das Sehen der Papageien gezeigt haben, vom Mittelhirne (lobi optici) abhängig; wir haben daselbst aber bereits weiter festgestellt, daß es dazu noch der motorischen Funktion des Großhirns bedarf, um bei den Tieren das Zugreifen nach den ins Auge gefaßten Gegenständen zu ermöglichen. Es war jetzt von Wichtigkeit, den speziellen Teil des Großhirns, der dabei in Frage kommt, genauer zu ermitteln; ferner galt es, den für die zweite Phase des Freßaktes wichtigen Bezirk des Großhirns kennen zu lernen. Denn daß auch diese Phase eng mit dem Großhirn verknüpft war, hatten die bisherigen Exstirpationen hinlänglich bewiesen; Papageien, die in beiden Großhirnhemisphären tiefe Eingriffe erfuhren, konnten die ihnen in den Schnabel gebrachten Sonnenblumensamen sowie andere Nahrung nicht mehr fressen, sondern ließen sie aus dem Schnabel herausfallen oder behielten sie daselbst unberührt.

Bei der elektrischen Reizung des Großhirns, speziell der seitlichen Partien des Stirnteils, hatten wir isolierte Zungenbewegungen, Öffnen und Schließen des Schnabels erhalten (vgl. S. 68 und die Figur S. 67); je weiter lateralwärts man reizte, um so deutlicher waren diese Reizerfolge hervorgetreten. Es lag daher nahe, daß, als wir jetzt darangingen, die Bedeutung der einzelnen Großhirnteile für den Freßakt und ihre Beziehungen zu den Freßstörungen zu ermitteln, wir mit der Exstirpation des Stirnteiles begannen.

Nach einseitiger Schädigung desselben, die das Mesostriatum freiließ, war nur ganz vorübergehend eine Störung des Freßaktes aufgetreten; etwas deutlicher, wenn auch gering, waren die Freßstörungen nach doppelseitiger Exstirpation des Stirnteils. Die erste Phase des Freßaktes wurde gar nicht betroffen. Das Zugreifen erfolgte prompt. Dagegen war die zweite Phase insofern gestört, als daß das Aufbeißen der Sonnenblumensamen in der ersten Zeit den Tieren nicht gelingen wollte, sie nahmen wohl dieselben in den Schnabel, ließen sie aber unberührt wieder fallen. Doch fehlten nur diese komplizierteren Freßbewegungen; in Wasser oder Milch aufgeweichte Semmel vermochten die Tiere sehr bald wieder zu fressen, so daß sie unter der Freßstörung nicht zu leiden hatten. Auch war von den übrigen Freßstörungen nach dem Verlaufe von 1 bis 2 Wochen gewöhnlich nichts mehr nachzuweisen.

Bei der Operation des Stirnteiles wurden folgende Gebilde verletzt:

1. Ein Teil des Assoziationszuges vom Stirnteile zum Epistriatum, des Tract. Fronto-epistriaticus (Edinger).

2. Der zarte Assoziationszug vom Stirnteile zum Striatum temporale (vgl. S. 21).

3. Die als motorische zu betrachtenden Faserzüge, welche vom Stirnteil aus zunächst in die Querfaserung münden und von da abwärts verlaufen.

4. Die sensible Bahn, welche von der Medulla obl. bzw. dem Mittelhirne durch den Thalamus bis zum Stirnteile heraufsteigt und am Boden des Stirnteils nach innen von dem Tr. fronto-epistriaticus als weiße Markschicht sich ausbreitet (s. die Abbildungen Taf. V, Fig. 1 und Taf. VI).

5. Die feinen Fasern, welche vom Boden des Stirnteils aus in senkrechter Richtung zur Pars frontalis des Hyperstriatums hinaufsteigen (Taf. IV, Fig. 1) und die Fortsetzung der oben erwähnten Züge (1, 2, 3, 4) bilden.

6. Endlich die Marksubstanz des Stirnteils, das Striatum frontale, und die Pars frontalis des Hyperstriatums sowie das Pallium, das am Stirnteile nur als dünner, funktionsloser Überzug in Betracht kommt.

Nach ein- und doppelseitiger Durchschneidung der Septumfaserung traten keine Freßstörungen auf, ebensowenig nach der Unterschneidung oder Zerstörung der Pars parietalis und occipitalis des Hyperstriatums, nur daß, wie nach jeder eingreifenden Operation, der Papagei mitunter in den ersten Tagen nicht von selbst fraß; aber reichte man ihm Sonnenblumensamen in den Schnabel, so konnte er sie wie früher fressen. Auch nach Schädigungen der Pars occipitalis des Großhirns, selbst wenn die Exstirpation den hinteren Teil des Epistriatums umfaßte, blieben Freßstörungen aus. Erst wenn das Mesostriatum von der Operation betroffen wurde, traten deutliche Störungen der Nahrungsaufnahme hervor. Doch erwiesen sich die verschiedenen Teile des Mesostriatums nicht gleichwertig; so hinderte die Verletzung des hinteren und hinteren oberen Teiles, selbst wenn sie doppelseitig stattfand, die Freßtätigkeit nicht, auch nicht bei gleichzeitiger Mitverletzung des Ektostriatums. Zu deutlichen Freßstörungen kam es erst nach den Exstirpationen im vorderen Teile (Kopf) des Mesostriatums, einer Operation, welche entweder vom Stirnteil oder direkt von der Sylvischen Furche aus vorgenommen werden konnte, wobei es nur darauf ankam, genügend weit nach unten und in die Tiefe zu gehen, um die laterale Partie des Kopfes des Mesostriatums sicher zu treffen.

War das Mesostriatum einseitig — nehmen wir an auf der linken Seite — an der betreffenden Stelle leicht geschädigt, so griff das Tier in den ersten Tagen nach der Operation nicht zu, wenn man dem rechten Auge von vorn her ein Stück Mohrrübe näherte, wohl aber, wenn man den gleichen Versuch auf der linken Seite (des Tieres) vornahm. Hatte es die Nahrung erst im Schnabel, so fraß es dieselbe (auch Sonnenblumensamen) wie gewöhnlich. Auch das Zugreifen vom rechten Auge aus stellte sich bald wieder ein. Bei erheblicherer Schädigung des linksseitigen Mesostriatums blieb das Zugreifen von der rechten Seite aus dauernd gestört. Das Tier griff in der ersten Zeit gar nicht, später nur unregelmäßig zu, wenn man dem rechten Auge von vorn her einen Gegenstand näherte. Regelmäßig waren dagegen die Akkommodationserscheinungen an diesem Auge zu beobachten. Was die zweite Phase des Freßaktes betrifft, so war in diesen Fällen das Fressen der Sonnenblumensamen für einige Zeit erschwert; doch ging dasselbe nach etwa zwei Wochen wieder in gewöhnlicher Weise vonstatten, während aufgeweichte Semmel schon früher wieder gefressen werden konnte. In den schwersten Fällen der einseitigen Mesostriatumverletzung,

die den Kopf desselben betraf, gingen die Tiere häufig gegen den vierten oder fünften Tag nach der Operation zugrunde, indem sich eine Erweichung des ganzen vorderen Mesostriatums anschloß. Während in den ersten zwei bis drei Tagen nach der Operation die Tiere noch einen guten Eindruck gemacht hatten, so daß sie schon die Operation überstanden zu haben schienen, zeigte sich am dritten oder vierten Tage plötzlich bei den links operierten Tieren eine stärkere Lähmung des schon anfangs gestörten rechten Beines. Die Lähmung trat von Stunde zu Stunde stärker hervor, das Bein hing vor der Stange herab, die Zehen waren eingeschlagen, oder auch das Tier stand breitbeinig auf dem Boden des Bauers. Der Kopf wurde nach hinten gehalten, seine Drehung war sichtlich erschwert. Namentlich diese Kopfhaltung und ein kurzer, heiserer Schrei, den der Papagei vernehmen ließ, wenn man sich ihm näherte, waren Zeichen, die das baldige Ende voraussehen ließen. Dem Tode gingen öfter Krämpfe voraus, welche besonders den Kopf betrafen, der immer stärker nach rechts hinten gehalten wurde (Opisthotonus). Trotzdem ein Mesostriatum intakt war, gelangten die Tiere nicht wieder dazu, von selbst zu fressen; man mußte daran denken, daß auch das unverletzte Mesostriatum auf dem Wege der Kommissurenfasern, welche die Köpfe beider Mesostriata verbinden (vgl. S. 24 und den Horizontalschnitt Taf. VI), eine Beeinträchtigung seiner Funktion erfahren hatte. Mit der zunehmenden Lähmung des rechten Beines war auch das Sehen auf dem rechten Auge schlechter geworden, das Zugreifen von dieser Seite aus fehlte ganz, und auch die Akkommodationserscheinungen, die anfangs noch deutlich waren, ließen sich auf diesem Auge alsbald nicht mehr nachweisen. Anders verhielt sich das linke Auge; näherte man demselben einen Gegenstand von vorn her, z. B. ein Stück Mohrrübe, so erfolgte wenigstens der Versuch des Tieres zuzubeißen. Doch bald hörte auch dies auf, da es dem Tiere weder gelang, den Kopf dem Stücke hinreichend zuzuwenden, noch den Schnabel genügend zu öffnen, um das Stück zu ergreifen. Aber nicht nur die erste Phase des Freßaktes war gestört, auch die zweite ging nicht vonstatten. Selbst in Wasser geweichte Semmel, die man ihnen in den Schnabel steckte, brachten die Tiere meist nicht herunter, sondern ließen sie fallen oder behielten sie, ohne sie zu fressen, im Schnabel. Hatten die Tiere den fünften Tag glücklich überstanden, so blieben sie gewöhnlich nach der einseitigen Operation am Leben, und es stellten sich alle Funktionen, besonders das Fressen, in mehr oder minder normaler Weise wieder ein.

In den Fällen von doppelseitiger Exstirpation des Mesostriatums, zu denen wir uns jetzt wenden wollen, war zunächst vom Stirnteil des Großhirns aus die angrenzende vordere untere Partie des einen Mesostriatums geschädigt worden; die Papageien hatten — nehmen wir an — das Bild einer einseitigen mittelschweren Mesostriatumverletzung, das ich eben geschildert habe, dargeboten. Wurde jetzt etwa drei Wochen nach der ersten Operation eine gleiche Exstirpation auf der anderen Seite vorgenommen, so traten Freßstörungen auf, die beide Phasen des Freßaktes betrafen. Das Symptomenbild war ein typisches und nur nach der Größe der Exstirpationen etwas verschieden. Im Vordergrunde standen die Kopfnickbewegungen, welche jedesmal eintraten, sooft der Papagei nach einem Gegenstande zugreifen wollte. Der Kopf wurde dabei in sagittaler Richtung auf und nieder bewegt, und das Tier war nicht imstande, diesen krampfartigen Bewegungen Einhalt zu tun, die nur für Augenblicke in manchen Fällen aufhörten. Die erste Phase des Freßaktes wurde dadurch auf das empfindlichste gestört. Sowie der Papagei den Kopf zum Futternapfe niederbeugen wollte, um die Sonnenblumenkerne zu ergreifen oder Wasser zu trinken, begannen die Nickkrämpfe von neuem, die manchmal so stark waren, daß der Kopf heftig hin und her geschleudert wurde. Sie waren um so stärker, je mehr das Tier bei den vergeblichen Versuchen zu fressen in Aufregung geriet.

Die gleichen Nickkrämpfe habe ich auch bisweilen nach einseitigen umfangreichen Exstirpationen[1] im Bereich des Mesostriatums beobachtet. Während sie aber nach der einseitigen Operation in etwa 4 bis 5 Tagen zurückgingen, konnte ich diesen günstigen Ausgang nach dem doppelseitigen Eingriffe niemals konstatieren; die Tiere gingen alle in einem Zeitraume von 6 bis 12 Tagen zugrunde, trotzdem der Versuch gemacht wurde, sie künstlich mit Milch zu ernähren. Allerdings war diese künstliche Ernährung mit großen Schwierigkeiten verbunden, da jede Berührung des Schnabels die Nickkrämpfe von neuem hervorrief.

In Milch geweichte Semmel vermochten die Tiere nicht zu fressen, auch wenn man sie ihnen glücklich in den Schnabel hineingepreßt hatte. Denn außer der ersten Phase war auch die zweite Phase des Freßaktes gestört; der Schnabel konnte entweder gar nicht oder nur spurweise von den Tieren geöffnet werden, daher mißlang das Trinken von Milch oder Wasser, selbst wenn man den Schnabel der Tiere in die Flüssigkeit hineinhielt; auch gelang es nur schwer, zwischen die festgeschlossenen Kiefer mit der Pipette Flüssigkeit tropfenweise in den Schnabel hineinzubringen; die Kiefer wurden dazu um so stärker krampfartig aneinander gepreßt, je öfter man den Versuch wiederholte.

Es gewährte einen traurigen Anblick, die Tiere zu sehen, wie sie vor dem vollgefüllten Futternapfe standen und vergebens sich bemühten, die Nahrung zu ergreifen, durch die immer wieder von neuem beginnenden Nickkrämpfe und die Unfähigkeit, den Schnabel zu öffnen, an ihrem Vorhaben gehindert. Kurze Zeit saßen sie mitunter ruhig auf der Stange, den Kopf stark nach hinten haltend, dann begann wieder die Unruhe; sie gehen von der Stange herunter und suchen die auf dem Boden des Bauers herumliegenden Körner zu ergreifen; wieder beginnen die Nickbewegungen; man sieht sie wieder auf die Stange hinaufklettern und sich dem Futternapfe zuwenden. Aber immer umsonst. Dazwischen stoßen sie in klagendem, stöhnendem Tone Laute aus wie »eh, äh, äh« u. dgl. Dazu gestaltete sich das Klettern für die Tiere schwierig, da sie den Schnabel nicht genügend dabei verwenden und auch die Beine nur mit großer Anstrengung gebrauchen konnten. Auch die Atmung schien behindert zu sein. Manchmal stießen die Tiere einen kurzen Schrei aus, wenn man sich ihnen näherte. Bei dem Mangel der Nahrungsaufnahme wurden sie von Tag zu Tag schwächer und gingen, wenn man ihrem Leben nicht vorher ein Ziel setzte, in kurzer Zeit zugrunde.

Zu den Störungen der zweiten Phase des Freßaktes gehörte außer der Schwierigkeit, die für die Tiere bestand, den Schnabel zu öffnen, noch folgende Störung: Während normalerweise der Unterkiefer des Papageis weit über den Oberkiefer hinausgreift, und man unter gewöhnlichen Bedingungen nie eine Änderung dieses Verhaltens bemerkt, kam es nach der doppelseitigen Operation des Mesostriatums oft zu einer Luxation des Unterkiefers derart, daß der Unterkiefer unter den Oberkiefer zurücktrat, und damit der Oberkiefer über die Spitze des Unterkiefers hinausgriff. Mitunter glückte es den Tieren, diese Veränderung selbst zu beseitigen; manchmal bedurfte es jedoch unserer Unterstützung, um den normalen Zustand wieder herzustellen.

Von den beschriebenen Freßstörungen überwog bald die eine, bald die andere; es hing der Charakter der Störungen von der Größe und dem Orte der doppelseitigen Exstirpationen ab, die, wenn sie auch in gleicher Weise im vorderen Teile des Mesostriatums vorgenommen wurden, doch nicht immer gleich ausfielen. Die charakteristische

[1] Eine Andeutung der Kopfnickbewegungen fand sich auch schon bei leichten einseitigen Verletzungen des Mesostriatums.

Art der Störungen ließ dieselben als Reizerscheinungen des Großhirns erkennen; es handelte sich nicht um eigentliche Lähmungen. Die operierten Tiere erkannten die Nahrung und machten auch den Versuch, sie zu ergreifen und zu fressen; es blieb aber, wie wir sahen, bei dem Versuche, da sowohl in der ersten wie in der zweiten Phase des Freßaktes die auftretenden krampfartigen Erscheinungen das Fressen verhinderten.

Erst wenn das Mesostriatum beiderseits in größerer Ausdehnung verletzt wurde, wenn dabei außer dem vorderen auch der hintere Teil desselben gelitten hatte, was allerdings nicht ohne gleichzeitige Verletzung des Epistriatums zu erreichen war, kam es zu einer vollständigen Lähmung beider Phasen des Freßvorganges. In diesen Fällen waren auch die übrigen Bewegungen der Tiere gestört; ja, ich beobachtete bei manchen Tieren vollständige Bewegungslosigkeit, während andere Tiere noch über gewisse Kopf-, Bein- und Fußbewegungen verfügten. Allen gemeinsam war aber der völlige Mangel der Freßbewegungen: Reichte man den Tieren irgendwelche Nahrung, so ließen sich wohl an den Augen Akkommodationserscheinungen erkennen; darüber hinaus kam es aber zu keiner Bewegung. Die Tiere machten keinen Versuch zuzugreifen, und wenn man ihnen etwas in den Schnabel hineinsteckte, so blieb es daselbst unberührt liegen; es fehlte jede Kiefer- und Zungenbewegung. In manchen Fällen traten anfangs nach der zweiten Operation noch Reizerscheinungen auf. Wollte man die Tiere künstlich füttern, so wurden die Kiefer fest aufeinandergepreßt, und die Kopfnickbewegungen machten sich geltend. Aber diese Reizerscheinungen wichen bald der vollständigen Bewegungslosigkeit; man konnte jetzt die Kiefer in jede beliebige Stellung bringen und den Finger in den Schnabel der Tiere stecken, ohne befürchten zu müssen, daß die Tiere zubissen. Im Gegensatz zu den Tieren, welche an den Reizerscheinungen litten, konnte man diesen gelähmten Tieren leicht künstlich Nahrung zuführen; sie schluckten die Milch, die man ihnen einträufelte, wenn man gleichzeitig den hinteren Teil der Zunge oder den Gaumen mechanisch reizte, um den Schluckakt auszulösen. Aber trotz dieser künstlichen Nahrungszufuhr ließen sich die Tiere nicht länger als 14 bis 16 Tage am Leben erhalten; als sie starben, waren sie sehr abgemagert und hatten die letzte Zeit unbeweglich am Boden des Käfigs breitbeinig gestanden, mit stark nach hinten gezogenem Kopfe. — War die Exstirpation im Bereiche eines Mesostriatums etwas weniger erheblich ausgeführt, so gingen die Tiere in derselben Zeit unter denselben Erscheinungen zugrunde, aber diese Tiere sah ich nach der zweiten Operation noch Flüssigkeit zu sich nehmen, wenn ich ihren Schnabel tief in ein Milch- oder Wassergefäß hineinhielt; auch boten sie anfangs noch Andeutungen von Kopfbewegungen und ein geringes Öffnen des Schnabels dar, das aber zum Zubeißen nicht genügte.

Die beschriebenen Versuche zeigen, daß durch die Schädigung des Mesostriatums sowohl die Reiz- wie die Lähmungserscheinungen der ersten und zweiten Phase der Nahrungsaufnahme hervorgerufen werden. Doch nicht allen Teilen des Mesostriatums kommt die gleiche Wirkung auf den Freßakt zu. Nur bei der doppelseitigen Exstirpation des vorderen unteren Teiles des Kopfes traten die erwähnten Reizerscheinungen mit ihren mannigfachen Symptomen hervor. Es ist bemerkenswert, daß man bei elektrischer Reizung dieser Stelle außer Kieferbewegungen auch Kopfnickbewegungen und Drehung des Kopfes nach der andern Seite zu erzielen

vermag. Nach umfangreicheren doppelseitigen Exstirpationen, die auch den hinteren unteren Teil des Mesostriatums betrafen, traten die Lähmungserscheinungen beider Phasen des Freßaktes in den Vordergrund. War nur ein Mesostriatum geschädigt, so ging die zweite Phase des Freßaktes vollständig normal vonstatten; nur die erste Phase erwies sich insofern gestört, als das Zugreifen von der dem geschädigten Mesostriatum gegenüberliegenden Seite aus erschwert war.

Auf die Faserzüge und Ganglien des Thalamus, welche von Bedeutung für den Freßakt zu sein schienen, bin ich bereits oben zu sprechen gekommen. Es sei hier besonders hervorgehoben, daß die selbständige Nahrungsaufnahme noch vollkommen stattfinden kann, wenn auch die Hauptganglien des Thalamus auf einer Seite zugrunde gegangen sind. Waren nach einer doppelseitigen Operation im Bereiche des Mesostriatums erhebliche Freßstörungen eingetreten, so fanden sich immer bei der anatomischen Untersuchung des Thalamus außer in anderen Ganglien ganz besonders in beiden Nuclei rotundi erhebliche Veränderungen der Ganglienzellen, eventuell Untergang derselben. Der Umstand, daß dieses große Ganglion bei allen Vögeln, auch bei solchen, die den Fuß nicht als Hand gebrauchen und auch nicht sprechen, auffallend gut entwickelt ist, spricht dafür, daß es gerade für die Freßbewegungen hervorragende Bedeutung besitzt; wenngleich es nicht auszuschließen ist, daß es außerdem in Beziehung auch zu anderen Bewegungsvorgängen steht.

7. Die Drehbewegungen und Drehstörungen der Papageien.

Die Drehstörungen, von denen schon mehrfach im Laufe der Untersuchung die Rede war, habe ich aus dem Rahmen der Bewegungs- und Empfindungsstörungen ausgeschieden, um sie selbständig zu behandeln, da sie in verschiedene der bisher behandelten Kapitel hineingreifen.

Wenn wir einen Papagei, der auf der Stange sitzt, sich selbst überlassen, so nehmen wir wahr, daß derselbe sich mal rechts, mal links auf der Stange herumdreht; und wenn wir die Beobachtung lange genug fortsetzen, so können wir meist konstatieren, daß das Tier sich gleichmäßig oft nach beiden Seiten herumdreht; daß sich jedenfalls ein besonderes Vorwalten einer Drehrichtung nicht erkennen läßt.

Nähert man dem einen Auge des Tieres von hinten her einen Gegenstand, so wendet das Tier, sofern es nicht scheu nach der anderen Seite entweicht, Kopf, Schnabel und Oberkörper nach der Seite des Gegenstandes, oder es dreht sich ganz nach dieser Seite hin um. Dasselbe Verhalten finden wir, wenn wir den hinteren Teil eines Flügels oder die Schwanzfedern reizen. Auch hier erfolgt eine Umdrehung des Papageis nach der Seite des Reizes. Auch akustische Reize haben oft eine Umdrehung des Tieres nach der Seite des Reizes zur

Folge. Sind einem sonst normalen Tiere beide Augen verschlossen, und beobachten wir jetzt das blinde Tier, indem wir es sich selbst überlassen, so sehen wir, daß es sich, vielleicht im ganzen seltener wie früher, mal links, mal rechts herumdreht, ohne daß auch jetzt eine Drehrichtung merklich vorwaltet. Auch das blinde Tier können wir durch Reizung der Flügel oder durch akustische Reize zu einer Umdrehung nach dieser oder jener Seite veranlassen. Wenn wir nach der Art der Impulse fragen, welche das blinde Tier, das sich selbst überlassen ist und eventuell seinen Futternapf sucht, nach dieser oder jener Seite treiben, so kann es sich hier wohl nur um Gesichts- oder Gefühlserinnerungen handeln, welche, wie wir uns ausdrücken können, die »Orientierung des blinden Tieres im Raume« ermöglichen. Der Geruchssinn ist bei den Papageien ebenso wie bei vielen anderen Vögeln so gering entwickelt, daß man ihn bei diesen Betrachtungen außer acht lassen kann. Der Papagei, dem nur ein Auge verschlossen ist, dreht sich, sich selbst überlassen, ausschließlich nach der Seite des offenen Auges.

Nach jeder Großhirnexstirpation, an die sich eine Drehstörung, d. h. eine Abweichung von den oben geschilderten normalen Drehbewegungen anschloß, so daß der Papagei von jetzt an eine bestimmte Drehrichtung bevorzugte oder ausschließlich einhielt, mußte es sich zunächst darum handeln, ob hier eine motorische Störung vorlag, welche die Umdrehung des Papageis nach einer bestimmten Richtung erschwerte und eine andere begünstigte. War eine solche Störung vorhanden, so konnte man glauben, daß, gleichviel welche Bewegungsanreize nach der einen oder anderen Seite das Tier trafen, es doch die Umdrehung bevorzugen würde, welche ihm die geringsten Schwierigkeiten verursachte. Aber das Ausschlaggebende bei der Wahl der Umdrehung waren, wie die weiteren Versuche zeigten, die motorischen Störungen keineswegs; denn ich beobachtete, daß manche Tiere nach der Operation die Umdrehung nach einer bestimmten Seite bevorzugten, obwohl dieselbe für sie mit größerer Schwierigkeit und Mühe verbunden war, als nach der entgegengesetzten, so daß sie dieselbe auch ungeschickter ausführten.

Das Ausschlaggebende für die Umdrehungen waren vielmehr einzig und allein die sensiblen Impulse, welche entweder als direkte äußere Reize oder als Erinnerungsreize auf das Tier einwirkten, und je nachdem sie zahlreicher die eine oder die andere Großhirnhemisphäre trafen, die Umdrehung nach dieser oder jener Seite veranlaßten.

Um einige Beispiele zu nennen: war das Sehen auf einem Auge (im Hauptteil der Retina) infolge einer Großhirnoperation, die in der diesem Auge entgegengesetzten Hemisphäre (Epistriatum) stattgefunden hatte, stark geschädigt, das Sehen in der »Schnabelzone« jedoch erhalten, so drehte sich das Tier ausschließlich, wenn man es sich selbst überließ, nach der Läsionsseite (Seite der operierten Hemisphäre). Motorische Störungen lagen nicht vor, so daß das Tier sich gleichmäßig gut nach beiden Seiten drehen konnte. Wurde jetzt das gute Auge verschlossen, so drehte sich das Tier doch weiter nach der Läsionsseite (ebenso auch wenn beide Augen verschlossen waren). Jetzt konnten hier nur, da sonst keine Störungen vorlagen, die Erinnerungssehreize für die Umdrehung ausschlaggebend sein. Auf akustische Reize reagierte dieser Papagei bei verschlossenen Augen wie ein normales Tier. Reizte man den Flügel der dem geschädigten Auge entsprechenden Seite, so drehte sich das Tier bei verschlossenen Augen (es kam nur das Verschließen des guten Auges in Betracht), wenn der Reiz ein starker war, nach dieser Seite hin um, war der Reiz nur schwach, so blieb meist diese Umdrehung aus, da die Erinnerungssehreize, die das Tier nach der anderen Seite trieben, überwogen; immer aber blieb sie aus, wenn die Augen des Tieres nicht verschlossen waren.

War auf dem geschädigten Auge (im »Hauptteile« der Retina) noch ein gewisser Gesichtssinn vorhanden, und wurde jetzt nur das gute Auge verschlossen, so hing die Drehrichtung des Tieres, wenn man es sich selbst überließ, von der Größe der Sehstörung des geschädigten Auges ab. Ich beobachtete Tiere, welche sich auch jetzt ausschließlich nach der Läsionsseite, d. h. nach der Seite des verschlossenen, ungeschädigten Auges drehten. Wurde jetzt dem geschädigten Auge eines solchen Tieres von hinten her ein Gegenstand genähert, so erfolgte die Umdrehung des Tieres nach der Seite dieses Gegenstandes, wofern der Gesichtseindruck stark genug war.

Die angeführten Beispiele, die sich leicht noch mehr spezialisieren und erweitern ließen, sollen zeigen, daß die Stärke und Zahl der beide Hirnhälften treffenden, sensorischen Impulse die Umdrehung sowohl beim ungeschädigten wie beim operierten Tiere bestimmen; es addieren sich die von außen kommenden Reize zu den Erinnerungsreizen; und die Hirnhälfte, welcher die meisten Reize zuteil werden, wirkt ausschlaggebend auf die Umdrehung, welche in der der betreffenden Hirnhälfte entgegengesetzten Richtung erfolgt. Die direkten Sehreize bilden dabei, wie unsere Untersuchungen zeigen, die stärksten Reize; in zweiter Linie kommen die Erinnerungssehreize für die Papageien in Betracht. Beim normalen Tiere halten sich die sensorischen Reize, welche beide Hirnhälften treffen, das Gleichgewicht; und es genügt ein geringes Plus von Reizen, um die Umdrehung mal nach der einen, mal nach der anderen Seite herbeizuführen. Vor jeder Operation, bei der es auf die Untersuchung der Drehstörungen ankam, war es von Wichtigkeit, die Drehrichtung der Versuchstiere bei offenen und besonders bei verschlossenen Augen zu beobachten; wenn auch selten, so kommt es doch vor, daß ein anscheinend normales Tier eine Drehrichtung bevorzugt. Es war das Gewöhnliche, daß nach einer größeren Exstirpation im Bereiche einer Hemisphäre, gleichviel wo sie stattfand, der Papagei in der ersten Zeit nach der Operation sich ausschließlich nach der Läsionsseite hin drehte. Der operierten Hirnhälfte wurden, da die anfängliche Schädigung derselben infolge der Zirkulationsstörungen und »nervösen Fernwirkungen« (s. S. 33) immer von erheblicherer Ausdehnung war, und meist im Anfange neben anderen Störungen auch Sehstörungen bestanden, zunächst weniger sensorische Impulse als der normalen Hemisphäre zugeleitet; und die Folge dieser Gleichgewichtsstörung der Impulse war entweder die Bevorzugung der Umdrehung nach der der normalen Hemisphäre entgegengesetzten (Läsions-) Seite oder, wenn das Übergewicht der Impulse auf der normalen Hirnhälfte sehr groß war, die ausschließliche Umdrehung nach dieser Seite. Diese Drehstörung konnte so ausgesprochen sein, daß sie an die von den Versuchen bei Säugern her bekannte »Reitbahnbewegung« erinnerte. Einen charakteristischen Fall dieser Art beobachtete ich bei einem Papagei, welcher, wie ich schon oben (S. 34) hervorhob, eine »periodische Gefühls- und Bewegungsstörung« zeigte. Wenn ich auf die Drehstörungen, die dieser Fall darbot, hier noch etwas genauer eingehen darf, so drehte sich das Tier, bei welchem eine Exstirpation an der Konvexität einer Hemisphäre vorgenommen worden war, wenn es mit unverschlossenen Augen auf der Stange saß, in normaler Weise fast gleichmäßig nach beiden Seiten; bei verschlossenen Augen zeigte es eine deutliche Bevorzugung der Umdrehung nach der Läsionsseite. War das Tier jetzt aber eine Zeitlang am Drahtkäfig herumgeklettert und alsdann wieder auf die Stange zurückgekehrt, so trat jetzt neben einer vollständigen Lähmung der der operierten Hemisphäre entgegengesetzten Körperhälfte die der »Reitbahnbewegung« ähnliche ununterbrochene Umdrehung nach der Läsionsseite hin hervor, und zwar sowohl bei offenen wie bei verschlossenen Augen. War der Papagei weniger lange herum-

geklettert, so fehlte die Lähmung fast vollständig, und nur die Reitbahnbewegung kam zum Vorschein. Auch diese schwand, nachdem das Tier ruhig einige Zeit wieder auf der Stange zugebracht hatte, um wiederzukehren, wenn das Tier von neuem am Käfige herumgeklettert war. Diese »periodische Reitbahnbewegung«, wie man die Störung wohl nennen könnte, beruhte höchstwahrscheinlich darauf, daß infolge der großen Schädelöffnung die freiliegende Gehirnhälfte durch das Klettern an der oberen Käfigwand gedrückt und dadurch die Gehirnfunktionen und mit ihnen die sensorischen Impulse momentan ausgeschaltet wurden.

Es gab nun eine Exstirpation im Großhirn, bei welcher, nachdem die übrigen »indirekten« Störungen sich ausgeglichen hatten, die Drehstörung als einziges pathologisches Dauersymptom zurückblieb. Es war das, worauf ich schon oben (S. 78) kurz hinwies, die Exstirpation oder Unterschneidung des Hyperstriatums; über die Art der Ausführung der Operation habe ich schon oben berichtet. Die Tiere, bei denen eine derartige Operation auf einer Seite vorgenommen war, zeigten folgendes charakteristisches Bild: Störungen des Sehens waren vielleicht anfangs im gegenseitigen Auge in geringem Grade vorhanden, oder sie fehlten ganz; jedenfalls gingen sie, wenn vorhanden, bald vollständig zurück. Näherte man von hinten her dem Papagei einen Gegenstand, so drehte er sich nach links hin um, wenn die Annäherung links erfolgte, und er drehte sich nach rechts, wenn die Annäherung rechts stattfand, und zwar machte das Tier die Umdrehungen nach beiden Seiten ebenso geschickt und schnell wie früher. Auch auf akustische Reize reagierte der Papagei mit einer Umdrehung nach dieser bzw. jener Seite. Motorische Störungen ließen sich bei der Umdrehung nicht erkennen. Überließ man den Papagei, der auf der Stange saß, sich selbst, so pflegte er sich nach beiden Seiten zu drehen; vielleicht, daß ab und zu mal eine gewisse Bevorzugung der Umdrehung nach der Läsionsseite auftrat, sehr erheblich war jedenfalls dieses Überwiegen einer bestimmten Drehrichtung nicht. Ganz anders aber war das Verhalten des Tieres, wenn man ihm die Augen verschlossen hatte: Jetzt drehte sich der Papagei, wenn man ihn sich selbst überließ, fast ausschließlich nach der Läsionsseite; und diese Drehstörung, die für die Dauer bestehen blieb, trat um so mehr hervor, je längere Zeit nach der Operation vergangen war. Auch schon wenn er ruhig auf der Stange saß, hielt der Papagei den Kopf mehr nach der Läsionsseite hingewendet.

Berührte man bei diesem Tiere, dem die Augen verschlossen waren, den hinteren Teil des der Operationsseite gegenüberliegenden Flügels oder die Schwanzfedern dieser Seite, so drehte sich das Tier nicht, wie es ein normales Tier zu tun pflegt, nach dieser Seite hin um, sondern nach der Läsionsseite, nachdem öfter zunächst eine kurze Drehung des Kopfes nach der Seite der Berührung vorausgegangen war. Schon die leisesten Berührungen wurden wahrgenommen und mit der genannten Umdrehung beantwortet. Berührte man den Hals oder den vorderen Teil desselben Flügels, so erfolgte meist nur eine kurze Drehung des Kopfes oder auch des Oberkörpers nach dieser Stelle hin; daran schloß sich aber mitunter sofort eine Umdrehung des Tieres nach der Läsionsseite. Auch dieses Verhalten war um so ausgesprochener, je längere Zeit nach der Operation verflossen war.

Worauf waren nun diese Drehstörungen zurückzuführen? Woher kam es, daß das Tier, dessen motorische Fähigkeiten ungeschmälert waren, so daß es sich gleichmäßig gut nach beiden Seiten umdrehen konnte, bei verschlossenen Augen ausschließlich die Umdrehung nach einer bestimmten Seite wählte? Es war hier nur möglich, daß durch die

einseitige Hyperstriatumoperation die sensorischen Impulse auf dieser Seite geschädigt waren, und die Impulse in der andern Hemisphäre das Übergewicht erlangt hatten. Da ferner bei den Tieren im übrigen keine Störungen bestanden, und, solange ihre Augen offen waren, auch kaum eine Drehstörung hervortrat, so konnte es sich nur um einen Fortfall von Erinnerungsanreizen zur Umdrehung in der operierten Hemisphäre handeln, welche, wie ich schon oben anführte, die Orientierung der blinden Tiere im Raume ermöglichen.

Worauf war es weiter zurückzuführen, daß derselbe Papagei bei verschlossenen Augen entgegen der Gewohnheit der Tiere, sich nach der Seite des berührten Flügels umzudrehen, gerade nach der entgegengesetzten Seite sich drehte? Die Ähnlichkeit dieses Verhaltens mit der »falschen Projektion«, die wir bei den Sehstörungen kennen lernten, fällt sofort in die Augen. Dort beobachteten wir (S. 47), daß, wenn man nach einer einseitigen Epistriatumexstirpation dem der Operationsseite gegenüberliegenden Auge einen Gegenstand von hinten her näherte, das Tier sich nicht nach dieser Seite, von der der Gesichtseindruck kam, drehte, sondern nach der entgegengesetzten und daselbst den Gegenstand des Reizes suchte. Wir hatten diese »falsche Projektion« damit erklärt, daß der Gesichtseindruck nicht in die dem Auge entsprechende, d. h. geschädigte Hemisphäre, sondern mittels der Thalamus- bzw. Mittelhirnkommissuren in die gleichseitige, intakte Hemisphäre gelangt war, von welcher aus die Umdrehung nach der entgegengesetzten Seite angeregt wurde. Eine analoge Erklärung müssen wir für die falsche Projektion der Fühlreize annehmen. Ebenso wie bei dem Sehversuche erfolgte hier die Umdrehung nach der falschen Seite zögernd und langsam; es handelte sich nicht etwa um ein scheues Entweichen nach dieser Seite, wie man es ab und zu bei Papageien beobachtet, deren einen Flügel man plötzlich reizt. Man gewann durchaus den Eindruck, daß das Tier die Ursache des Reizes auf der falschen Seite suchte; kam es doch auch vor, daß das Tier hier in die Luft hineinbiß, um die Ursache der Störung zu erhaschen. Die Reize, welche den Flügel oder die Schwanzfedern treffen, können, so nehmen wir an, in beide Hemisphären gelangen, in die gegenseitige auf dem gewöhnlichen Wege, in die gleichseitige mittels der in großer Zahl bei den Papageien vorhandenen Kommissuren. Während sie in der Regel nur in die gegenseitige Hemisphäre, speziell in das Hyperstriatum derselben, gelangen, so nehmen sie, wenn dieser Weg durch Exstirpation des betreffenden Gehirnteiles verlegt ist, nunmehr ihren Weg mittels der Kommissuren in das gleichseitige Hyperstriatum, und von hier aus wird die Umdrehung nach der zugehörigen, d. h. nach der dem gereizten Flügel entgegengesetzten Seite ausgelöst. Aber sollten auch noch Reize in das gleichseitige Hyperstriatum nach nur teilweiser Exstirpation desselben gelangen können, so ist doch öfter die Zuleitung der Reize dorthin gestört und schwieriger als der Weg durch die Kommissuren nach der gleichseitigen Hemisphäre, und darum wird auch in diesem Falle trotz der nur teilweisen Schädigung des einen Hyperstriatums die Umdrehung nicht nach der Seite des Reizes, sondern nach der entgegensetzten erfolgen. Wird in einem solchen Falle in der bisher normalen Hemisphäre eine noch größere Operation als in der erst operierten Hemisphäre vorgenommen, so erlangt die letztere wiederum das Übergewicht; die Reize nehmen von nun an nur dorthin ihren Weg, und die Umdrehung wird jetzt, gleichviel welcher Flügel gereizt wird, nach der dieser Hemisphäre zugehörigen (d. h. entgegengesetzten) Seite erfolgen. Die Reize, welche den Flügel treffen, suchen sich mithin den leichtesten und bequemsten Weg; das Hyperstriatum, welches am wenigsten geschädigt ist, vermittelt, indem es die meisten Reize erhält, die Umdrehung des Tieres bei verschlossenen Augen.

Die kurze Drehung des Kopfes nach der Seite des berührten Flügels, die, wie ich erwähnte, der völligen Umdrehung des Papageis nach der entgegengesetzten Seite vorausging, kommt »reflektorisch« ohne Vermittlung des Hyperstriatums von niederen Gehirnteilen aus zustande; diese Drehung des Kopfes geht schnell und plötzlich vor sich im Gegensatz zu der langsamen, zögernden Umdrehung des ganzen Körpers. Der den Flügel treffende sensible Reiz gelangt — so können wir uns den Vorgang veranschaulichen — zunächst normalerweise in die entgegengesetzte, geschädigte Hemisphäre, und zwar bis ins Mesostriatum; jetzt erfolgt von hier aus die kurze schnelle Drehung des Kopfes nach der Seite des berührten Flügels. Der Reiz ist inzwischen aber weiter durch die beide Hemisphären verbindenden Kommissuren nach dem diesem Mesostriatum gegenüberliegenden, normalen Hyperstriatum gelangt; und die Folge ist die nunmehr sich anschließende Umdrehung des ganzen Tieres nach der dem gereizten Flügel entgegengesetzten Seite.

Je ausgedehnter die Verletzung des Hyperstriatums, um so stärker traten all die genannten »Drehstörungen« hervor; schon kleinere Schädigungen reichen aus, um wenigstens eine Bevorzugung einer Drehrichtung — meist nur bei verschlossenen Augen des Tieres bemerkbar — zu verursachen. Auch Verletzungen des Wulstes, der ja in engen anatomischen Beziehungen zum Hyperstriatum steht, gaben zu Drehstörungen Veranlassung. Die Abhängigkeit der beschriebenen Drehstörungen vom Hyperstriatum wurde auch durch Kontrollversuche, welche die Exstirpation anderer Gehirnteile betrafen, bewiesen; es wurden danach nur vorübergehende Drehstörungen, die auf »indirekte« Störungen zurückzuführen waren, hervorgerufen.

Nach alledem müssen wir annehmen, daß das Hyperstriatum, dessen Funktion uns durch die im Anschluss an die Exstirpationen desselben auftretenden geringen Gefühls- und Bewegungsstörungen bei weitem nicht erschöpft schien, höheren Funktionen dient, indem von demselben der Vorgang ausgeht, den wir bei uns die »Orientierung im Raume« zu nennen pflegen. Wir konnten durch die Exstirpationen ermitteln, daß die Drehbewegungen der Papageien, speziell die Umdrehungen, von dem Hyperstriatum abhängig sind. Mit der Umdrehung, soweit die Motilität in Frage kommt, hat das Hyperstriatum nichts zu tun; die motorische Komponente der Umdrehung gehört tieferen Zentren, wie dem Mesostriatum, an. Von dem Hyperstriatum geht nur der Anreiz zur Umdrehung nach der einen oder anderen Seite aus; und zwar von dem linken Hyperstriatum die Umdrehung nach rechts, von dem rechten nach links; aber nicht von einem Hyperstriatum nach beiden Seiten. Das Tier dreht sich dabei langsam und suchend, so daß diese Umdrehungen im Gegensatze zu schnell vor sich gehenden »reflektorischen« Bewegungen stehen. Nach Schädigung eines Hyperstriatums werden die Bewegungsanreize (die sensorischen Impulse) zur Umdrehung auf dieser Seite vermindert bzw. aufgehoben; und die Folge davon ist die »Störung der Orientierung«. Während im allgemeinen an der

Orientierung im Raum alle Sinne teilnehmen, sind bei den Papageien wohl im wesentlichen Gefühls- und Sehreize und die gleichen Erinnerungsreize daran beteiligt, welche letztere nach unserer Annahme im Hyperstriatum ihre Stätte haben. Die anatomischen Ergebnisse dienen zur Stütze dieser Auffassung. Die Nervenzüge der Schrägfaserung, welche durch das Mesostriatum heraufsteigen, dann ins Ektostriatum treten und von da aus in das Hyperstriatum sich begeben, haben wir als zentripetale Bahnen kennen gelernt, die von der gegenseitigen Körperhälfte bis in das Hyperstriatum gelangen und z. B. die Reize, die die Flügel treffen, dorthin leiten können. In den hinteren Teil des Hyperstriatums dringen ferner feine Fasern ein, welche vom Epistriatum über das Ektostriatum dorthin gelangen und damit das Hyperstriatum in Verbindung mit der Sehsphäre bringen.

Schlußbemerkungen.

Ist auch durch die vorliegenden Untersuchungen ein abschließendes Urteil über die Funktionen der einzelnen Teile des Großhirns noch nicht erbracht, so geht doch aus meinen Ergebnissen unzweifelhaft hervor, daß den verschiedenen Teilen des Großhirns ganz distinkte Funktionen zukommen. Schon der durch die anatomische Untersuchung ermittelte Verlauf der mannigfachen Nervenbahnen, die Mannigfaltigkeit und Eigenart der voneinander wohl abgrenzbaren, nach Zellgröße und -anordnung verschiedenen Abteilungen hatten ein solches Resultat vorhersehen lassen. Wenn es bisher nicht geglückt war, sichere Lokalisationen am Vogelhirn vorzunehmen, so lag das einerseits wohl daran, daß bisher die Reizversuche zu keinem greifbaren Resultate geführt hatten; andererseits daran, daß man für die Exstirpationsversuche sich meist solcher Vogelarten bedient hatte, bei denen sowohl die Operationen wie die klinische und anatomische Untersuchung teils wegen der Kleinheit der Verhältnisse, teils wegen der weniger deutlich ausgesprochenen Funktionen mit größeren Schwierigkeiten verbunden waren.

Die elektrischen Reizungen, die ich bei den Papageien vornahm, hatten an verschiedenen Stellen des Großhirns verschiedene Reizerfolge ergeben. Wenn auch die Deutung derselben für die Funktion des gereizten Gehirnteiles, wie z. B. die Deutung der von einem bestimmten Punkte des Schläfenteiles hervorgerufenen »Phonation«, schwierig sich erwies, so boten die Reizerfolge doch wenigstens einen Anhalt für die Lokalisation. Im Anschluß an die Exstirpationen verschiedener Bezirke des Großhirns sahen wir Störungen des Sehens, des Sprechens, des Fressens, der Bewegung und Empfindung und der Orientierung hervortreten, und wenn auch der Ausfall der einzelnen Funktionen sich nicht immer ganz für sich erzielen ließ wegen der tiefen Lage der zu exstirpierenden Teile und ihrer engen Nachbarschaft, so waren doch nach jeder Operation bestimmte Funktionsstörungen vorherrschend. Die doppelseitige vollständige Großhirnexstirpation läßt sich bei den Papageien nicht ausführen; auch gelang es nicht, Tiere nach vollständiger einseitiger Großhirnexstirpation für längere Zeit am Leben zu erhalten. Ja, schon eine

umfangreiche Teilexstirpation in beiden Hemisphären überlebten die Tiere nur wenige Tage, wofern der Kopf des Mesostriatums eine erhebliche Schädigung erfahren hatte.

Als Großhirnrinde kann bei den Papageien nur eine einzige Stelle, nämlich der Wulst an der Konvexität des Gehirns, in Betracht kommen, von dessen vorderer Spitze ein der Pyramidenbahn der Säuger vergleichbarer Nervenzug seinen Ausgang nimmt. Dieser Zug leitet auch die Erregungen des Wulstes für die Extremitäten nach abwärts. Es ist besonders hier hervorzuheben, daß die Papageien, obwohl ihnen eine Großhirnrinde somit fast ganz fehlt, doch auf einer so hohen Stufe psychischer Entwickelung stehen. Ja, auch nach doppelseitiger Exstirpation des Wulstes, des freien Palliums und anderer oberflächlicher Hirnpartien fanden sich nur vorübergehend geringe Störungen in der Bewegungssphäre, und das psychische Verhalten erlitt keine wesentliche Veränderung. Dauernde Störungen der Intelligenz traten erst nach ausgedehnten, tiefen Verletzungen beider Hemisphären hervor. Auch die doppelseitige Stirnhirnverletzung hatte, was hier noch bemerkt sein mag, wofern das Mesostriatum intakt blieb, keine nennenswerte Veränderung der psychischen Tätigkeit zur Folge.

Tritt die Bedeutung der »Rinde« somit bei den Papageien fast ganz zurück, so spielt das Striatum mit seinen verschiedenen Abteilungen, eine um so wichtigere Rolle. Wenn wir hier noch einmal in aller Kürze die Bedeutung der einzelnen Abschnitte des Striatums überblicken und dabei gleichzeitig berücksichtigen, inwieweit die dabei in Betracht kommenden Funktionen vom Großhirn überhaupt abhängig sind, so hätten wir zunächst das Mesostriatum zu erwähnen, welches, die direkte Fortsetzung der tieferen Gehirnteile (des Thalamus) bildend, das wichtigste Großhirnzentrum für die Funktionen der Bewegung und Empfindung darstellt. Nach seiner Exstirpation sehen wir die Hauptganglien des Thalamus auf der gleichen Seite zugrunde gehen. Auch das Mesostriatum selbst erwies sich nicht gleichartig in bezug auf seine verschiedenen Teile; der hintere Teil schien für die Sensibilität, der vordere Teil (Kopf) für die Motilität besondere Bedeutung zu besitzen. Nach doppelseitiger leichter Schädigung einer betimmten Stelle des Kopfes des Mesostriatums traten dauernde, schwere motorische Sprechstörungen ein, wobei kaum noch Worttrümmer zurückblieben, während nach einseitiger Schädigung derselben Stelle, gleichviel welcher Seite, das Sprechen nur vorübergehend gestört war. Ebenso wie die

Sprechbewegungen, zeigten sich auch die Freßbewegungen vollkommen an das Großhirn gebunden. Nach starker, doppelseitiger Schädigung einer bestimmten Partie des Kopfes des Mesostriatums kam es zu schweren Freßstörungen, die unter verschiedenen Symptomen, wie Kopfnickbewegung, Luxation des Unterkiefers, Krämpfen der Kaumuskulatur, zum Tode der Tiere führten. Diesen Reizerscheinungen stand die vollständige Lähmung der Freßbewegungen gegenüber, welche nach umfangreicher doppelseitiger Verletzung des Mesostriatums bei gleichzeitiger Schädigung des hinteren Teiles dieses Großhirnabschnittes zu beobachten war, und welcher die Tiere in kürzester Zeit erlagen.

Auch die übrigen Bewegungsformen waren nach schweren Schädigungen des Mesostriatums sehr eingeschränkt; nur vereinzelte Bewegungen blieben dank der Selbständigkeit gewisser tieferer motorischer Zentren bestehen. Von der mehr oder minder großen Ausbildung des Mesostriatums hängt im wesentlichen der Unterschied ab, der nach doppelseitigen Großhirnexstirpationen bei den verschiedenen Vogelarten in bezug auf die bleibenden Körperbewegungen zu bemerken ist. Je geringer die Entwickelung des Mesostriatums und je entwickelter demzufolge die tieferen Zentren sind, um so mehr Bewegungen bleiben nach den vollständigen Exstirpationen zurück.

Nach stärkeren Schädigungen besonders des hinteren Teiles des Mesostriatums kam es nicht zu einer Aufhebung, wohl aber zu einer Herabsetzung der Sensibilität (Druck, Schmerz, Berührungsempfindung) in der gegenseitigen Körperhälfte. Die Sensibilität zeigte sich nur zum Teil an das Großhirn gebunden. Die Lokalisation der Empfindungen, soweit dieselbe bei den Papageien zu prüfen ist, schien dagegen aufgehoben. Die erheblichen Lagegefühlsstörungen, die anfangs nach den Exstirpationen zu beobachten sind, stellen keine wahren Ausfallserscheinungen dar, sondern sind von indirekten Störungen, besonders von den »nervösen Fernwirkungen« auf die tieferen Gehirnteile abhängig; sie gleichen sich zum größten Teil aus und bleiben erst dauernd nach der Schädigung tieferer Gehirnteile bestehen.

Nach der Verletzung des als isoliertes Ganglion scharf abgrenzbaren Hyperstriatums, welches dem Nucleus caudatus der Säuger zu vergleichen ist, standen die Drehstörungen, besonders die der Umdrehung nach der einen oder anderen Seite, im Vordergrunde. Diese Störungen waren

allein sensorischer Natur, während der motorische Teil der Umdrehung vom Mesostriatum abhängig ist. Ohne das Hyperstriatum führen die Tiere die Umdrehungen ausschließlich auf direkte äußere Sinnesreize hin aus, während bei erhaltenem Hyperstriatum die Erinnerungsreize des Sehens und Fühlens die Drehungen beeinflussen. Wir fassen das Hyperstriatum demnach als ein sensomotorisches Zentrum höherer Ordnung auf, das seine sensorischen Zuflüsse von verschiedenen Seiten, besonders vom Mesostriatum und Epistriatum, empfängt. Der Wulst, der in naher anatomischer Beziehung zum Hyperstriatum steht, hat wahrscheinlich unterstützende Funktionen.

Das Ektostriatum, welches die hauptsächlichsten, den hinteren Teil des Mesostriatums durchziehenden zentripetalen Fasern in sich aufnimmt, dient wohl dazu, die mannigfachen, von anderen Hirnteilen ihm zugeleiteten sensorischen Einflüsse zu sammeln und sie dem Hyperstriatum zuzuführen, zu welchem es eine Zwischenstation bildet. Seine Verletzungen rufen daher ähnliche Störungen wie die des Hyperstriatums hervor.

Das gleichfalls gegen die Umgebung deutlich sich abgrenzende Epistriatum steht zum Sehen in Beziehung und ist (durch Vermittlung des gleichseitigen Thalamus) bestimmten Teilen der gegenseitigen Retina zugeordnet. Wir haben beim Papagei zwei physiologisch verschiedene Sehakte unterscheiden können, einen Großhirnsehakt und einen Mittelhirnsehakt, die beide nebeneinander funktionieren. Die Fovea centralis der Retina stellt den Hauptpunkt des Großhirnsehens, die lateralste, dem binocularen Sehen dienende Partie der Retina den Hauptpunkt des Mittelhirnsehens dar. Aber auch das Großhirnsehen ist kein »Rindensehen«, sondern ein Striatumsehen. Die Fasern der in Betracht kommenden Großhirnsehbahn können, wie sich nachweisen ließ, schon aus anatomischen Gründen das Pallium nicht erreichen.

Ich halte es nach meinen Untersuchungen für möglich, daß das Epistriatum mit bestimmten Abschnitten auch zu anderen Sinnesfunktionen, wie zum Hören und Riechen, in Beziehung steht, so daß dasselbe damit das sensorische Hauptzentrum des Großhirns darstellen würde.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Fig. 1. Ansicht des Papageigehirns von oben ($1\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

w Wulst.
st Stirnteil.
h Hinterhauptsteil.
v Vena cerebralis ant.
o Lobus olfactorius.
f Sylvische Furche.
k Kleinhirn.

Fig. 2. Basale Fläche des Gehirns ($1\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

m Mesostriatum.
s Schläfenteil.
lo Lobus opticus.
o Lobus olfactorius.
ch Chiasma opticum.

Fig. 3. Seitenansicht des Gehirns ($1\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

st Stirnteil.
m Mesostriatum.
ch Chiasma opticum.
lo Lobus opticus.
s Schläfenteil.
o Lobus olfactorius.
k Kleinhirn.
mo Med. oblongata.

Fig. 4. Seitenansicht des Gehirns, doch mehr von oben gesehen ($1\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

st Stirnteil.
w Wulst.
s Schläfenteil.
lo Lobus opticus.
k Kleinhirn.
mo Med. oblongata.

Fig. 5. Ansicht des Gehirns von hinten ($1\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

Fig. 6. Schädel des Papageis, der auf der einen Seite geöffnet ist, um die Lage des Großhirns zu zeigen ($1\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

Tafel II.

Fig. 1. Frontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

a Hyperstriatum.
c Wulst.
e e' e'' Ventrikel.
i Fasern aus dem Epistriatum.
k Epistriatum.
l Ektostriatum.
m Ventrikel.
o Grenze zwischen Hyperstriatum und Striatum parietale.
p Horizontaler Schenkel der Lamina medullaris.
q q' q'' Querfaserung.
q' Kreuzende Fasern.
q'' Kaudalwärts ziehende Fasern.
s Nucleus rotundus Thalami.
t Schrägfaserung (Mesostriatum).
v Tractus cortico-septo-spinalis.
w Zentripetaler Zug zum Stirnteil.
x Verbindungsfasern zwischen Ekto- und Epistriatum.
† Beginn des Ventrikels (*m*).

Fig. 2. Frontalschnitt durch das Großhirn (Nißlpräparat).

a Hyperstriatum.
b Unterwulstregion.
c c′ Wulst.
c′ Übergang vom Wulste zum Septum.
e Ventrikel.
i Striatum temporale.
k Epistriatum.
l Ektostriatum.
m Ventrikel.
n Ventrikeldecke (Pallium).
q Querfaserung.
s Nucleus rotundus Thalami.
t Mesostriatum (Körper).
sp Striatum parietale.
† Beginn des Ventrikels (*m*).

Fig. 3. Frontalschnitt durch den Stirnteil des Großhirns (Weigertpräparat).

a Hyperstriatum.
b Markfasern (Striatum frontale).
c Markfasern der Basis.

Fig. 4. Frontalschnitt durch den Stirnteil des Großhirns (Nißlpräparat).

a Hyperstriatum.
b Markfasern (Striatum frontale).
c Markfasern der Basis.
d Ventrikel.

Fig. 5 und 6. Frontalschnitte durch das Großhirn (Nißlpräparate).

a Mesostriatum (Kopf).
b Grenze zwischen Mesostriatum und Stirnteil.
c Lamina medullaris. Horizontaler Schenkel.
d Striatum frontale.
e Hyperstriatum (Pars parietalis).
f Wulst.
g Ventrikel.
h Lamina medullaris. Grenze des Mesostriatums.

Tafel III.

Fig. 1. Frontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

a Hyperstriatum.
b Wulst.
c Wulstfaserung.
d Mesostriatum (Kopf).
e Ventrikel.
f Zentripetaler Zug zum Stirnteil.
g Tractus fronto-occipitalis.
h Vene. Grenze zwischen dem Stirnteil und dem Mesostriatum.

Fig. 2. Frontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

a Hyperstriatum.
c Wulst mit Wulstfaserung.
d Mesostriatum (Kopf).
e Ventrikel.
f Zentripetaler Zug zum Stirnteil.
i Schläfenteil.

Fig. 3. Frontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

a Hyperstriatum.
b Wulst.
c c′ Wulstfaserung.
d Mesostriatum.
e Ventrikel.
h Unterwulstregion.
i Schläfenteil.
k Epistriatum.

m Ventrikel.
n Ventrikeldecke (Pallium).
o Vertikaler Schenkel der Lamina medullaris.
p Horizontaler Schenkel der Lamina medullaris.
r r' Septumfaserung.
s Striatum parietale.
t Züge der Schrägfaserung.
u Quergetroffene Züge (Commissura inter-mesostriatica).
w Fasern der Schrägfaserung, die in das Hyperstriatum und in die Unterwulstregion einstrahlen.
† Beginn des Ventrikels (*m*).

Fig. 4. Frontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

c Wulst mit Wulstfaserung.
e Ventrikel.
F »Motorisches Feld« des Thalamus und Mittelhirns.
G Ganglien des Thalamus.
i Markfasern aus dem Epistriatum.
k Epistriatum.
l Ektostriatum.
Lo Lobus opticus.
m Ventrikel.
n Ventrikeldecke (Pallium).
q Tractus thalamo-epistriaticus (Querfaserung).
r Fasern aus dem Nucleus rotundus Thalami.
s Nucleus rotundus Thalami.
t Mesostriatum (Körper).
v Tractus cortico-septo-spinalis.
w Zentripetaler Zug zum Stirnteil.
† Beginn des Ventrikels.

Tafel IV.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

a a' Hyperstriatum.
c Pallium.
d Striatum frontale.
e Mesostriatum (Kopf).
g Grenze zwischen Wulst und Unterwulstregion.
h Striatum parietale.
q Querfaserung.
s Schrägfaserung (Körper des Mesostriatums).
t Lobus opticus.
v Ventrikel.
w Sagittal verlaufende Faserzüge an der Basis.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch das Großhirn (Nißlpräparat).

a a' Hyperstriatum.
a Pars frontalis Hyperstriati.
a' Pars parietalis Hyperstriati.
b Unterwulstregion.
c Wulst.
c' Pallium.
d Striatum frontale.
d' Striatum parietale.
e Mesostriatum.
l Lamina medullaris. Vertikaler Schenkel.
l' Lamina medullaris. Horizontaler Schenkel.
o Pars occipitalis.
q Querfaserung.
t Mittelhirn (Lobus opticus).
† Beginn des Ventrikels.
# Vena cerebralis ant. = Beginn des Wulstes.

Tafel V.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

d	Pallium.	*p*	Durchschnitt durch die Septumfaserung.
e	Epistriatum.	*st*	Stirnteil.
f	Striatum temporale und occipitale. Markfasern aus dem Epistriatum.	*tr*	Querfaserung.
		tr''	Schrägfaserung (zentripetaler Zug zum Stirnteil).
h	Hyperstriatum; Pars frontalis.	*v*	Ventrikel.
m	Mesostriatum.	#	Beginn des Ventrikels.
o	Pars occipitalis.		

Fig. 2. Horizontalschnitt durch das Großhirn (Nißlpräparat).

c	Querfaserung.	*o*	Pars occipitalis.
e	Epistriatum.	*st*	Stirnteil.
f	Markfasern aus dem Epistriatum.	*t*	Cerebellum.
g	Pallium.	*tr*	Tractus thalamo-epistriaticus.
g''	Lamina medullaris zwischen Stirnteil und Mesostriatum.	*tr''*	Schrägfaserung (zentripetaler Zug zum Stirnteil).
G	Thalamus.	*v*	Ventrikel.
h	Hyperstriatum; Pars frontalis.	#	Beginn des Ventrikels.
m	Mesostriatum.		

Tafel VI.

Horizontalschnitt durch das Großhirn (Weigertpräparat).

c c'	Querfaserung; dabei die Commissura inter-mesostriatica.	*sch*	Quergetroffene Schrägfaserung.
		t	Cerebellum.
d	Pallium (Ventrikeldecke).	*tr*	Tractus thalamo-epistriaticus.
e	Epistriatum.	*tr'*	Querfaserung.
f	Markstrahlen aus dem Epistriatum.	*tr''*	Schrägfaserung; zentripetaler Zug zum Stirnteil.
gh	Fasern zum Thalamus.	*tre*	Züge vom Stirnteil zum Epistriatum, zum Striatum temporale und zur Querfaserung.
h	Hyperstriatum; Pars frontalis.		
m	Mesostriatum.	*v v'*	Ventrikel.
o	Pars occipitalis.	†	Kreuzungsstelle verschiedener Nervenzüge.
p	Fasern vom Stirnteil zum Striatum temporale.	#	Beginn des Ventrikels.
st	Stirnteil.		

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Anatomischer Teil 5
1. Einleitung 5
2. Die äußeren Formverhältnisse des Großhirns 7
3. Der innere Bau des Großhirns 9
A. Kurzer Überblick 9
B. Beschreibung der Abbildungen 10
Frontal-, Sagittal-, Horizontalschnitte.
C. Genauere Beschreibung einzelner Teile 16
a) Pallium, b) Striatum: Mesostriatum, Hyperstriatum, Unterwulstregion, Ektostriatum, Epistriatum.
D. Verlauf der Nervenzüge im Großhirn 22
a) Pallium- (Wulst-) Faserung, b) Striatumfaserung. Quer- und Schrägfaserung.

II. Physiologischer Teil 29
1. Allgemeines 29
2. Das Sehen der Papageien 35
3. Das Sprechen der Papageien 52
4. Reizversuche 66
5. Bewegung und Empfindung 72
6. Die Nahrungsaufnahme und ihre Störungen 84
7. Die Drehbewegungen und Drehstörungen 90

Schlußbemerkungen 96
Erklärung der Figuren 101

Berlin, gedruckt in der Reichsdruckerei.

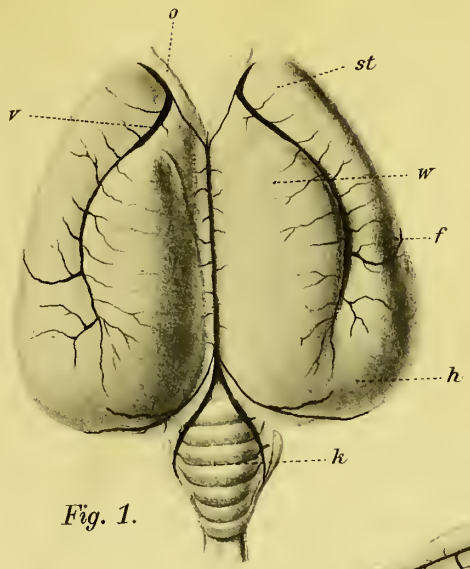


Fig. 1.

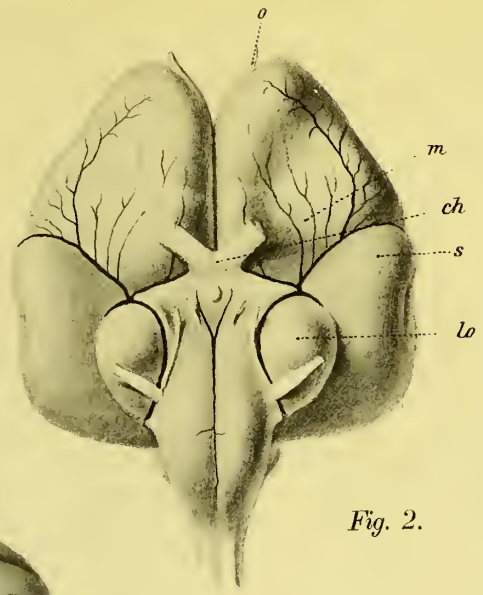


Fig. 2.

Fig. 6.

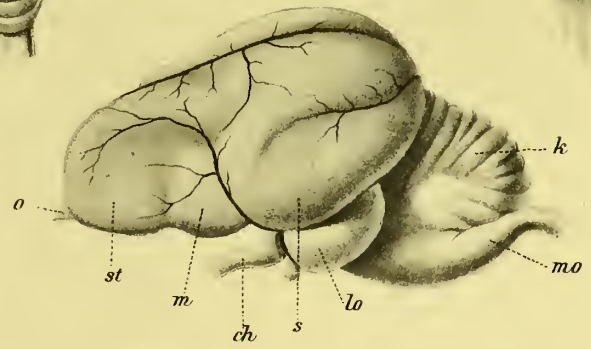


Fig. 3.

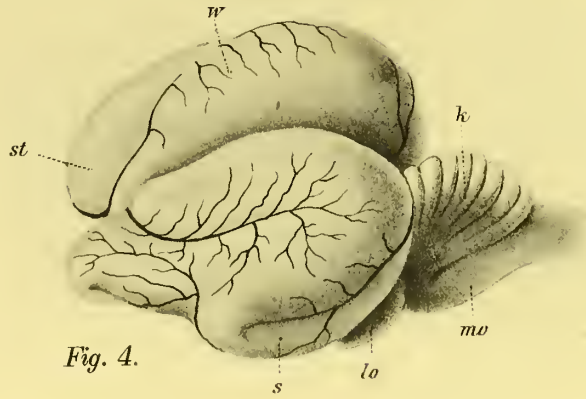


Fig. 4.

Fig. 5.

Dr. O. Kalischer: Großhirn der Papageien. — Taf. I.

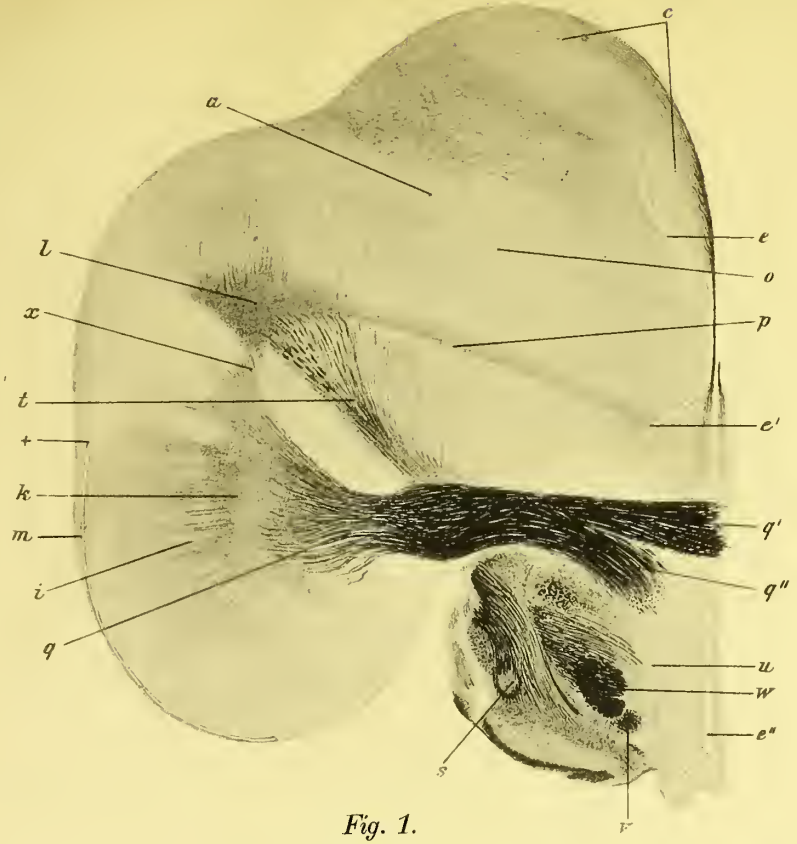


Fig. 1.

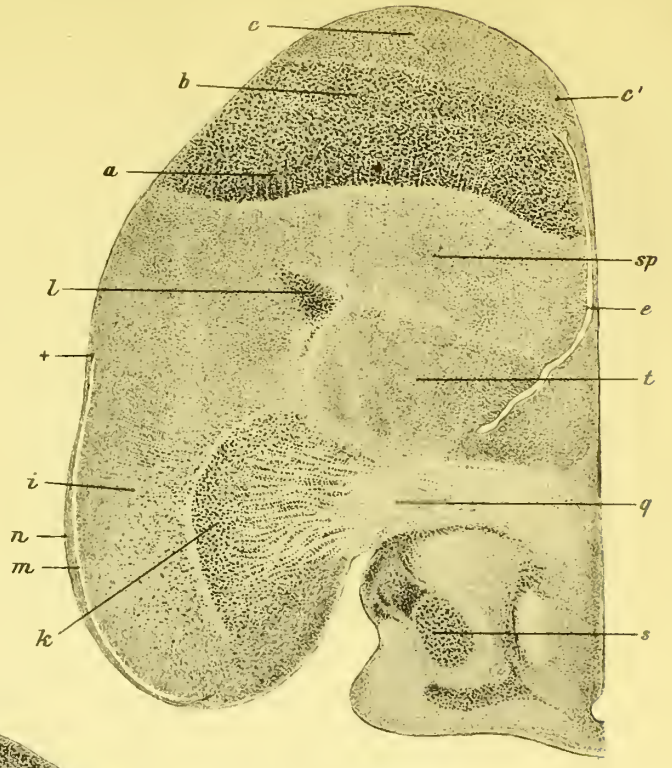


Fig. 2.

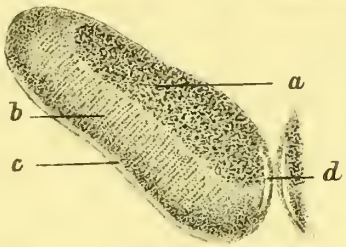


Fig. 4.

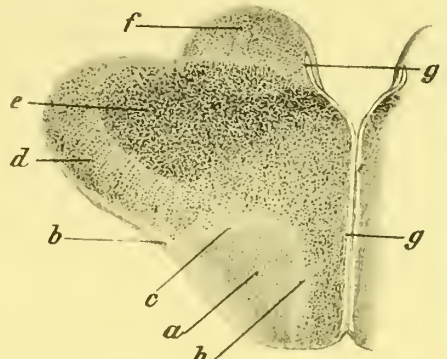


Fig. 5.

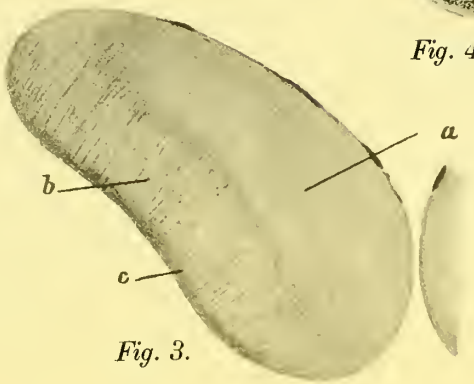


Fig. 3.

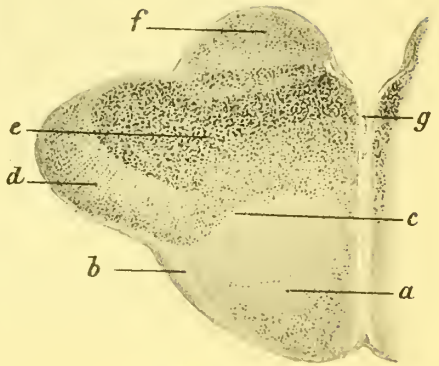


Fig. 6.

Dr. O. Kalischer: Großhirn der Papageien. — Taf. II.

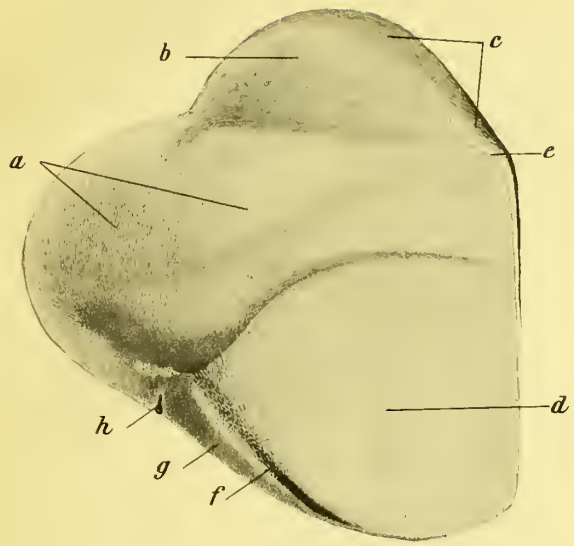


Fig. 1.

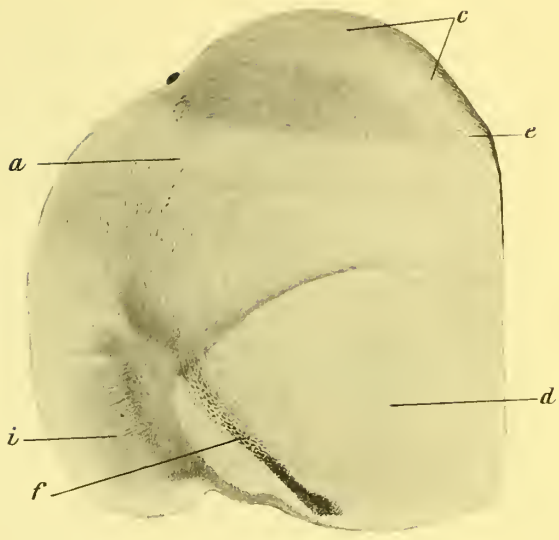


Fig. 2.

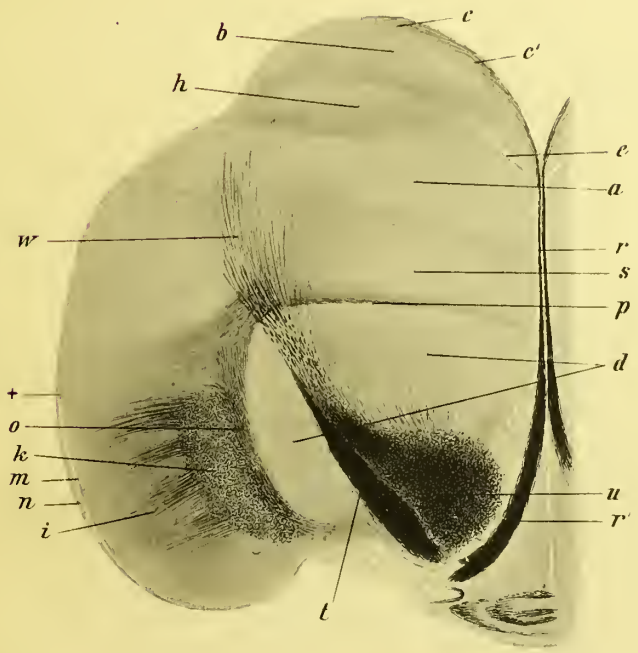


Fig. 3.

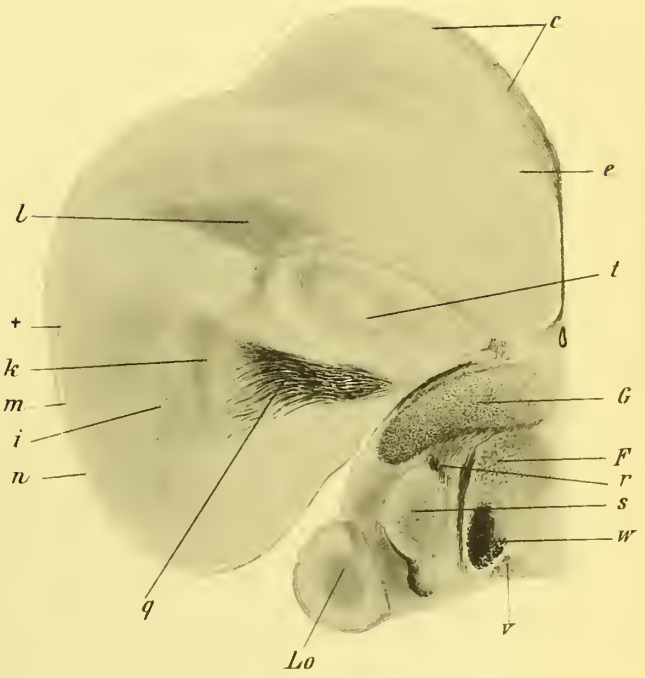


Fig. 4.

Dr. O. Kalischer: Großhirn der Papageien. — Taf. III.

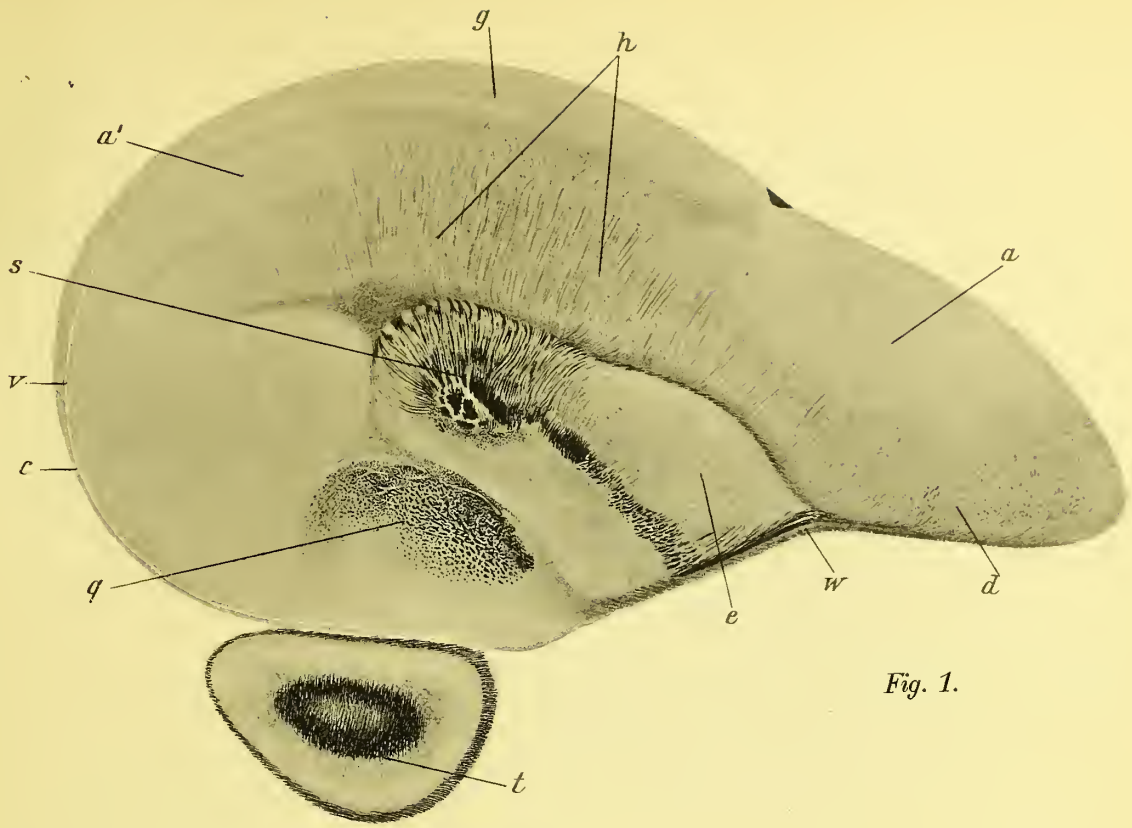


Fig. 1.

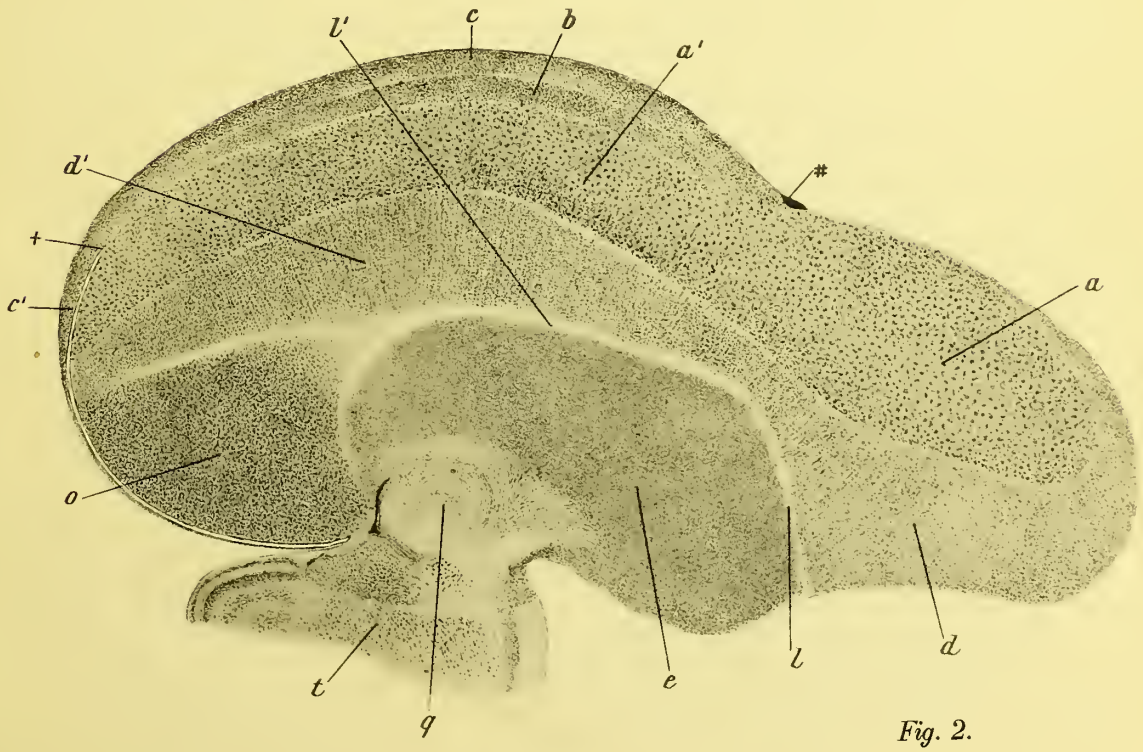


Fig. 2.

Dr. O. Kalischer: Großhirn der Papageien. — Taf. IV.

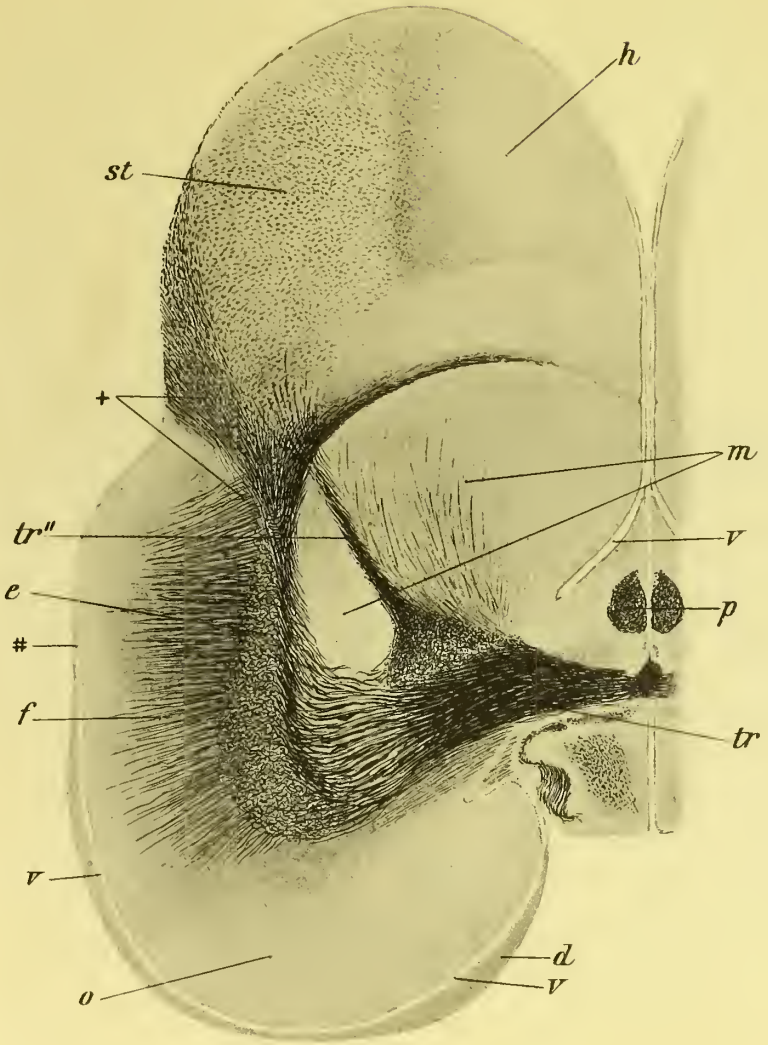


Fig. 1.

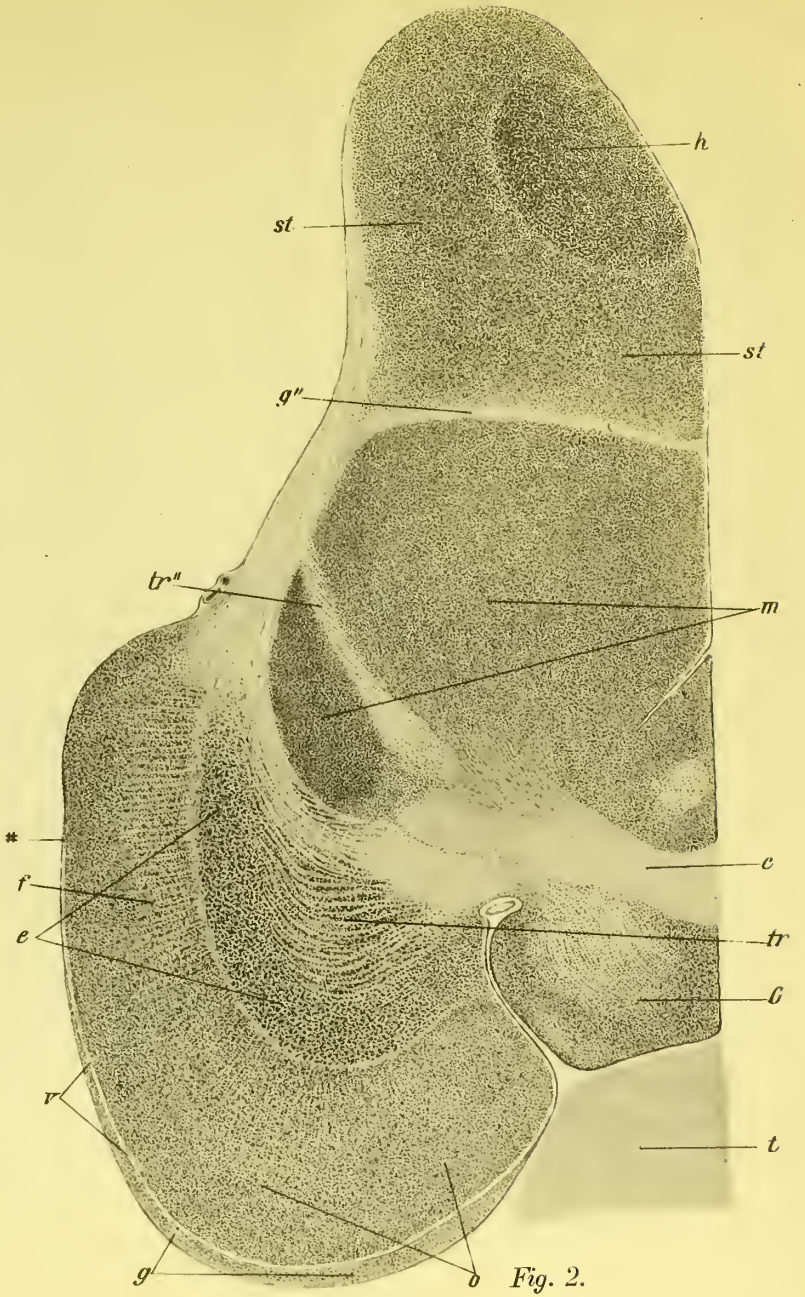
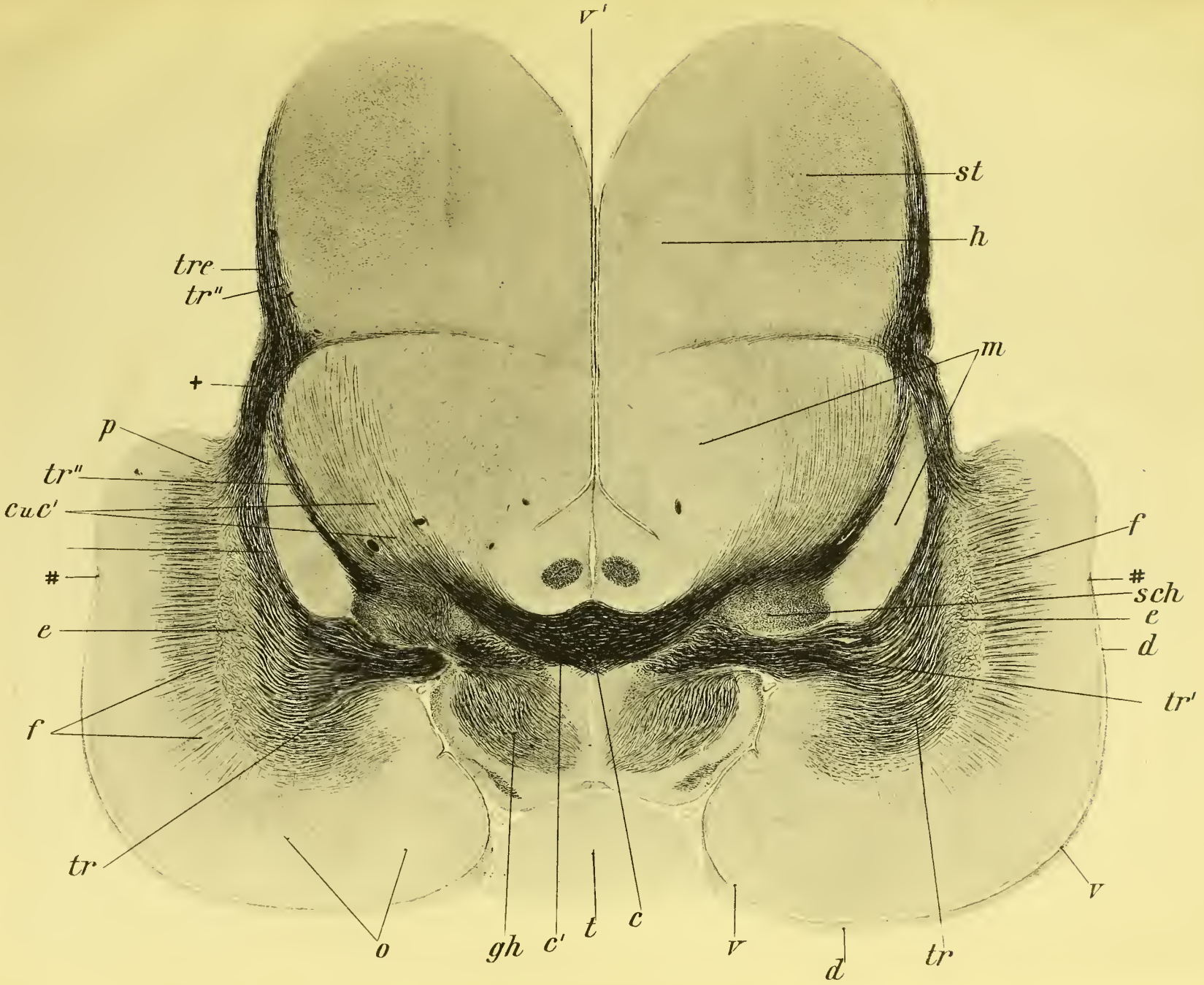


Fig. 2.

Dr. O. Kalischer: Großhirn der Papageien. — Taf. V.



Dr. O. Kalischer: Großhirn der Papageien. — Taf. VI.

NEUROANAT.

Berlin, gedruckt in der Reichsdruckerei.